# Le hasard
# et la vie des espèces

## DU MÊME AUTEUR

LE TRANSFORMISME ET L'EXPÉRIENCE. Un volume in-16 de la *Nouvelle collection scientifique*, 3e édition, 315 p., 12 fig., Paris, Alcan, 1911.

LA TÉRATOGENÈSE, ÉTUDE DES VARIATIONS DE L'ORGANISME. Un volume in-16 de l'*Encyclopédie scientifique*, 361 p., 28 fig., Paris, Doin, 1914.

RECHERCHES SUR L'HÉRÉDITÉ ET LA VARIATION. Un volume in-8o, 316 p., 16 fig., Publication du *Bulletin biologique*, 1919.

L'IMMOBILISATION RÉFLEXE ET L'ACTIVITÉ NORMALE DES ARTHROPODES. Un volume in-8o, 150 p. Publication du *Bulletin biologique*, 1919.

L'ADAPTATION ET L'ÉVOLUTION. Un volume in-8o de la *Bibliothèque de Synthèse scientifique*, 284 p., 81 fig., Paris, Chiron, 1922.

ÉLÉMENTS DE BIOLOGIE GÉNÉRALE. Un volume in-8o de la *Bibliothèque de Philosophie contemporaine*, 2e édition, 478 p., 57 fig., Paris, Alcan, 1928.

LES PHÉNOMÈNES DE CONVERGENCE EN BIOLOGIE. Un volume in-8o, 165 p., 78 fig. Publication du *Bulletin biologique*, 1925.

L'ORIENTATION LOINTAINE ET LA RECONNAISSANCE DES LIEUX. Un volume in-8o, 112 p., 30 fig., Paris, Alcan, 1927.

LE TRANSFORMISME. Un volume in-16, 2e édition, 106 p., 29 fig., Paris, Presses universitaires, 1931.

ZOOLOGIE BIOLOGIQUE. Un volume in-8o, 784 p., 455 fig., Paris, Gauthier-Villars, 1932-1934.

PHÉNOMÈNE SOCIAL ET SOCIÉTÉS ANIMALES. Un volume in-8o de la *Bibliothèque de Philosophie contemporaine*, 321 p., 34 fig., Paris, Alcan, 1937.

LA MATIÈRE VIVANTE ET L'HÉRÉDITÉ. Un volume in-16, 190 p., 24 fig., Les éditions rationalistes, 1937.

L'HÉRÉDITÉ. Un volume in-16 de la *Collection Armand Colin*, 4e édition, 198 p., 34 fig., 1951.

INTRODUCTION AUX SCIENCES BIOLOGIQUES. Un volume in-16 de la *Collection Armand Colin*, 2e édition, 214 p., 52 fig., 1949.

TRANSFORMISME ET ADAPTATION. Un volume in-16 de la *Collection de Philosophie contemporaine*, 265 p., 51 fig., Paris, E. Flammarion, 1942.

L'INSTINCT ET LE COMPORTEMENT ANIMAL. Deux volumes in-16 de la *Collection Armand Colin*, 426 p., 72 fig., 1949.

---

*Bibliothèque de Philosophie Scientifique*
Directeur : Paul GAULTIER, de l'Institut

ÉTIENNE RABAUD
Professeur honoraire à la Faculté des Sciences de Paris

# Le hasard et la vie des espèces

FLAMMARION, ÉDITEUR
26, Rue Racine, Paris, VIe

# PRÉFACE

Autant que celui de leur genèse, le problème de la persistance et de la disparition des espèces préoccupe et retient l'attention des biologistes. Lamarck n'a pas envisagé ce côté de l'évolution ; c'est le phénomène fondamental, les conditions et les causes, qu'il essaie de pénétrer.

A cet égard, la solution qu'il propose ne saurait être négligée. On n'admirera jamais assez cette conception pénétrante et féconde qui met en évidence les relations étroites de l'organisme avec son milieu, source incontestable de variations.

Lorsque, cinquante ans plus tard, Darwin survint, attribuant, à la matière vivante, la propriété de varier, il négligeait de rechercher ce que signifiait cette remarquable propriété. En revanche, frappé par les vues de Malthus, envisageant les résultats obtenus par les éleveurs avec les plantes et les animaux domestiques, Darwin imagina que plantes et animaux vivent dans un état de lutte permanent, tel que la victoire appartient au mieux armé, au plus apte. Et tout individu victorieux faisant souche de descendants semblables à lui-même, l'espèce se perfectionne : elle évolue.

L'essentiel du système repose donc sur la sélection naturelle issue de la concurrence vitale, que celle-ci s'établisse entre individus de même espèce ou d'espèces différentes. De toutes façons, les survivants se trouveraient mieux « adaptés » à leurs conditions d'existence. Le processus se renouvelant dans la suite des générations, le monde vivant évoluerait en se perfectionnant. A cette « adaptation », Darwin attribue un sens très précis : il la conçoit surtout au point de vue morphologique.

Dès son apparition, ce système connut le plus grand succès. Il ne tarda pas à prendre allure de *credo*.

Ce système correspond-il aux faits? Les rapports que les êtres vivants soutiennent entre eux sont-ils essentiellement des rapports d'attaque et de défense? N'oublions pas que la notion d'avantage est très relative. N'est-elle pas, très souvent, une question d'appréciation personnelle de l'observateur? et cette appréciation ne dérive-t-elle pas constamment d'une idée préconçue, de la croyance que tout organisme qui persiste doit sa persistance à quelque disposition anatomique, à quelque mode de fonctionnement assurant la maîtrise dans les conflits? S'enfermant ainsi dans un cercle, les naturalistes parviennent toujours à découvrir quelque particularité supposée avantageuse : tout passe pour un avantage, y compris les infirmités.

Une analyse serrée s'impose donc. Certes, quiconque jette un regard hâtif sur l'ensemble des êtres vivants aperçoit aussitôt que, directement ou indirectement, tout organisme vit aux dépens d'un autre. Les animaux se dévorent entre eux ou se repaissent de végétaux. Et ceux-ci, mises à part les plantes parasites, tirent leurs aliments du sol. S'il arrive qu'un grand nombre d'individus s'accumule dans un espace restreint, la question est de savoir à quoi tiennent les possibilités de persistance.

Résoudre ce problème fondamental se ramène, en définitive, à une question de méthode. Or, la seule méthode féconde ne consiste-t-elle pas à examiner des faits solidement établis, en s'entourant de toutes les données possibles? Evitant de céder à une idée préconçue, rejetant tout credo, la moindre apparence de solution dogmatique, nous suivons la seule voie qui conduit à connaître les conditions qui assurent la persistance d'une espèce ou sa disparition.

Nous constaterons alors que ces conditions ne se réduisent pas à quelques particularités banales de forme, de fonctionnement des parties ou des manières de vivre ; en revanche, *nous verrons augmenter le nombre des influences* agissantes. Et même, cette infinie multiplicité a finalement introduit en biologie la notion de « hasard » : il importe donc de s'expliquer clairement sur le sens et la valeur de ce mot.

Souvent, ce mot évoque l'idée d'un agent mystérieux et capricieux, n'ayant d'autre effet que de conduire au chaos

et à l'absurde. Certains auteurs expriment l'idée que le « hasard » est à l'opposé d'un déterminisme précis.

Parler ainsi implique une complète méconnaissance des phénomènes biologiques. Or, aucun de ceux-ci ne ressortit à un indéterminisme origine d'incohérence. Pour un biologiste, le mot hasard implique, non pas l'indéterminisme, mais la *complexité*. De cette complexité, beaucoup d'éléments nous échappent. Sans doute aboutit-elle, suivant le cas, pour notre logique humaine, aussi bien à un résultat que nous tenons pour cohérent, qu'à tel autre que nous qualifions d'absurde ou d'incohérent.

La question se pose de la même manière dans tous les domaines. Nous aurons justement l'occasion de constater, au cours des pages suivantes, comment un incident d'apparence négligeable a précisément pour effet d'empêcher l'expansion d'une espèce ou sa disparition.

# INTRODUCTION

## LA NOTION D'ESPÈCE EN BIOLOGIE

Au moment d'aborder la recherche des conditions d'existence des espèces, une question se pose qu'il faut, avant tout, résoudre : qu'est-ce qu'une *espèce* en biologie? Mobiles ou fixés, des êtres aux formes diverses nous entourent. Considérés indépendamment les uns des autres, chacun d'eux représente pour nous un individu : que sont ces individus? chacun d'eux est-il une unité indépendante? ou fait-il partie d'un tout comprenant un grand nombre d'unités semblables, liées entre elles de telle manière que le sort d'une seule les intéresse toutes? en d'autres termes, les individus forment-ils des groupes, des espèces?

La question est ancienne. Elle introduit dans le domaine biologique le débat qui, depuis le XI[e] siècle, sépare *nominalistes* et *réalistes* : l'espèce est-elle une réalité ; n'est-elle qu'un concept inexistant en dehors de notre esprit et tel que, seul, compte l'individu?

Du point de vue biologique, la solution réaliste, donnant le pas à l'espèce sur l'individu, est la solution proclamée par Linné : nous comptons autant d'espèces, écrit-il, qu'il en fut créé à l'origine. Sa croyance trouve appui dans les conditions mêmes où il travaillait. Se livrant à l'œuvre immense du recensement et de la mise en ordre des formes animales et végétales, Linné ne disposait, pour chacune d'elles, que d'un nombre restreint d'exemplaires. Les examinant à travers son idée préconçue, il devait fatalement, frappé par les différences, donner à l'espèce une réalité. D'un accord unanime et spontané, les naturalistes acceptèrent l'opinion de Linné : pour eux, la question ne se posait pas.

Elle devait, un demi-siècle plus tard, se poser pour Lamarck. Les travaux de botanique auxquels il se livra pendant la première partie de sa carrière ne l'ayant pas conduit à examiner la valeur de l'espèce, il admit la conception de Linné. L'occasion lui avait manqué de comparer des formes vivantes en grand nombre. Cette occasion lui fut offerte par son accession à la chaire des invertébrés du Muséum d'Histoire naturelle. Mis en présence d'une classification fort rudimentaire, Lamarck dut s'occuper de classer des formes animales. Il aperçut alors des difficultés fondamentales. Sans doute existe-t-il, entre les diverses formes, des différences qui les séparent les unes des autres et conduisent à la notion d'« espèce » ; mais, souvent, ces différences caractérisent des formes extrêmes, entre lesquelles se placent très naturellement des formes intermédiaires, qui établissent de l'une à l'autre un passage insensible. Comment, alors, fixer une démarcation ? comment dire où finit une espèce et où commence l'autre ? s'agit-il d'une seule espèce ou de plusieurs ? Dès lors, Lamarck aperçoit et pose le vrai problème à résoudre : « qu'est-ce que l'espèce parmi les corps vivants ? » Il le pose et, finalement, conclut que l'espèce est une catégorie de l'esprit ; il n'y a, dans la nature, que des individus.

Les naturalistes du XIXe siècle n'ont pas adopté cette conception. Bien au contraire, sous l'influence de Darwin, la conception linnéenne domine et s'aggrave. Darwin, qui a lu Lamarck, sans le comprendre, parle des espèces comme d'entités agissantes : les individus ne seraient donc que des fragments d'une masse spécifique, doués d'une existence momentanée, et disparaissant pour faire place à des fragments nouveaux.

Où donc est la solution ?

La discussion reste pendante. Il convient d'y insister.

Le seul moyen de la clore consiste, ce semble, à examiner s'il existe quelque signe qui permette de caractériser les espèces. A cet égard, l'opinion courante admet une définition fondée sur un double critère : similitude et filiation. L'espèce serait la réunion d'individus semblables entre eux et descendant les uns des autres. Que valent les critères et dans quelle mesure sont-ils applicables ?

Tout naturaliste qui cherche à délimiter des espèces ne

tarde pas à constater combien sont aléatoires les indications fournies par les dispositions morphologiques. On s'en rendra compte en suivant attentivement les travaux des systématiciens. Au gré de leurs tendances propres, les uns accordent au même caractère une grande importance, les autres une importance médiocre ou nulle. Les premiers « voient » une espèce, là où les seconds voient une simple variante, voire une race ou une variation négligeable. Il faut, d'ailleurs, noter que l'examen porte très souvent sur un très petit nombre d'individus. Les discussions sur la « validité » de telle ou telle espèce sont interminables. Certains groupes sont, à cet égard, particulièrement remarquables, tel celui des éphémères. La distinction des « espèces » de ce groupe repose en grande partie sur la disposition des pièces génitales et de la nervation des ailes quand il s'agit des adultes, sur la forme et la disposition des branchies, des pièces buccales et des pièces génitales, quand il s'agit des larves. Or, si d'une façon générale, l'étude des larves permet d'établir des espèces avec une relative facilité, les difficultés apparaissent quand on examine les adultes issus de ces larves. C'est ainsi que Ulmer, ayant décrit, sous le nom de *thalerosphaerus determinatus* un éphémère de Java dont il connaissait larves et adultes, n'est pas peu surpris de constater qu'un éphémère européen, *ecdyonurus fluminum*, placé non seulement dans une espèce, mais dans un genre distinct en raison des différences existant entre les adultes, naissait d'une larve identique à celle de l'espèce javanaise. De son côté, Bengtsson recueille, d'un même élevage de larves identiques, deux formes d'adultes considérées comme espèces distinctes : *cloëon dipterum* et *cloëon simile*. Tout récemment, M.-L. Verrier, de larves identiques rapportées à l'espèce *baetis vernus* obtient des adultes qu'il faudrait répartir en quatre espèces distinctes. Le même fait se présente pour des larves rapportées à l'espèce *baetis pumilus*.

On multiplierait sans peine des exemples analogues. D'autres groupes d'insectes, tel que celui des phryganes, en fournirait aisément ; et l'on en trouverait également dans les recherches de A. Giard sur la poecilogonie, montrant que des larves différentes donnent des adultes semblables.

L'ensemble de ces faits met donc en garde contre l'insuf-

fisance des caractères morphologiques pour la discrimination des espèces ; ils donnent à penser que, de ce point de vue, établir des espèces est une opération entièrement arbitraire. Il y a pire encore : l'importance des caractères que les naturalistes utilisent n'est guère comparable d'un groupe à l'autre. Les différences qui séparent, par exemple, les divers types de chiens tenus pour de simples races sont considérables. La forme du crâne, les caractères du poil, des contours du corps, et encore bien d'autres particularités constantes dans la suite des générations, établissent des différences aussi marquées, sinon plus, que

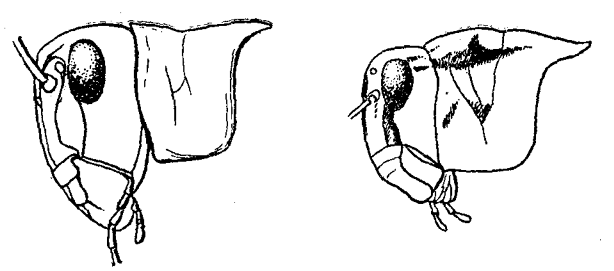


Fig. 1. — Profil (tête et pronotum) du criquet migrateur, phase solitaire (à droite), et phase migratrice (à gauche).
(*D'après Vayssière.*)

bien des particularités sur lesquelles, dans d'autres groupes, on fonde des espèces. Et ce qui advient, par exemple, pour les criquets migrateurs souligne tout particulièrement la difficulté de séparer les espèces à l'aide de la seule morphologie. On connaissait depuis longtemps deux formes différentes (fig. 1), considérées comme espèces distinctes, notamment en raison des contours du prothorax ; la distinction paraissait d'autant plus légitime que l'une des formes, caractérise des individus sédentaires menant une vie solitaire, et l'autre des individus migrateurs vivant en bandes souvent considérables. Or, les recherches effectuées à la suite des travaux de R. P. Uvarov (1928) ont conduit à constater que ces deux formes naissaient l'une de l'autre, la solitaire produisant la migratrice, et réciproquement, en fonction de circonstances extérieures diverses. De plus,

entre les deux, suivant les régions et les circonstances, se placent des formes intermédiaires. Inversement, A. Delcourt a constaté le fait remarquable des notonectes (hémiptères aquatiques) : rien ne distingue extérieurement les unes des autres, mais, réunies dans une même mare, elles ne s'accouplent pas. Elles constituent donc deux lignées indépendantes bien que d'apparence identique.

Ces indications, recueillies entre bien d'autres, suffisent. Si la morphologie ne donne aucune certitude, la filiation en donnerait-elle? L'exemple des criquets et celui des notonectes le donneraient à penser. La discrimination des espèces devrait donc utiliser constamment des élevages. Cependant on n'y peut guère songer, et surtout pour des raisons d'ordre pratique.

Mais les naturalistes admettent un autre critère qui, de prime abord, paraît capable de fournir des renseignements plus valables sur les différences constitutionnelles de deux organismes : la stérilité de l'accouplement, du moins l'infécondité des produits de première génération, indiquerait que les organismes accouplés appartiennent à deux espèces distinctes. En revanche, une fécondité indéfinie dans la suite des générations marquerait un écart très faible, celui de deux « races » ou de deux « variétés ». Par exemple, on considère comme espèces distinctes le cheval et l'âne : sans doute l'accouplement de l'âne et de la jument, ou du cheval et de l'ânesse, est fécond ; mais le mulet comme le bardeau sont stériles.

Cependant le critère physiologique et le morphologique ne concordent pas. Les différences qui séparent un loup d'un chien paraissent du même ordre de grandeur que celles qui séparent l'âne du cheval ; néanmoins le croisement chien × loup donne des produits féconds. Et les naturalistes, à la suite de Godron [1], n'en persistent pas moins à tenir le chien et le loup pour deux espèces aussi valables que l'âne et le cheval.

En revanche, les botanistes établissent les genres de caryophyllées d'après le nombre des styles : les cucubales et les silènes en ont trois, les lychnis en ont cinq ou six ; à

(1) D. A. Godron, *De l'Espèce et des races dans les êtres organisés.* Paris, 1860.

cette différence s'attacherait donc une valeur très grande. Or, le croisement *lychnis vespertina* × *cucubalus viscor* donne un résultat positif, de même que le croisement *lychnis diurne* × *silène noctiflore.* La question se pose aussitôt, et Godron la pose, de savoir si le nombre des styles est vraiment pour les caryophyllées, non pas seulement un caractère séparant les espèces, mais un caractère séparant des genres ; le nombre des valves de la capsule, le port général, le mode d'inflorescence ne donneraient-ils pas des indications meilleures? Ainsi le critère physiologique dominerait le critère morphologique, dans les cas où leur discordance paraît excessive.

L'avènement de l'ère mendélienne a introduit un point de vue nouveau : les croisements entre « espèces » du même « genre » produiraient des hybrides d'aspect intermédiaire, mais ne se maintenant pas dans les générations subséquentes ; tandis que les croisements entre « variétés » suivraient exactement la règle de Mendel : uniformité des individus de première génération, disjonction des caractères à partir de la deuxième génération. L'indication paraît précise. Mais il faut bien dire qu'elle n'a guère force de loi ; trop souvent, les auteurs parlent de croisement interspécifique, voire intergénérique, attribuant arbitrairement aux différences morphologiques une valeur suffisante pour négliger le résultat du croisement. Or, l'affirmation qu'il s'agit de deux espèces distinctes repose uniquement sur des caractères morphologiques imprécis ; et cette affirmation est contredite par la fécondité des « hybrides ».

En présence de ces difficultés, quelques biologistes, tels que R. C. Punnet et W. Bateson, reconnaissent volontiers qu'il n'existe aucun attribut visible de l'espèce, et que les croisements ne fournissent pas davantage un critère satisfaisant. Se fondant sur la conception néomendélienne de l'organisme — qui serait un agrégat de caractères indépendants et interchangeables —, ils admettent que les croisements entre simples variétés donnent naissance à des produits pouvant être pris pour de véritables espèces en raison de leur forme et de leur stabilité. Dans ces conditions, le seul critère valable serait la stérilité immédiate des accouplements. Elle indiquerait que la substance de l'ovule d'un individu tue le spermatozoïde de l'autre ou

inversement. Toute fécondation étant impossible, on ne saurait exprimer des différences en langage mendélien : ce seraient alors des espèces.

Le point de vue repose sur une erreur fondamentale. La « toxicité » d'un protoplasme pour un autre ne donne pas d'indication absolue. Son choix comme critère conduirait à des conclusions incohérentes. Ainsi, Baltzer (1910) fécondant les œufs d'un oursin (*sphoerechinus*) par les spermatozoïdes d'un autre (*strongylocentrotus*) obtient des embryons d'aspect intermédiaire. Mais, inversement, le spermatozoïde de *sphoerechinus* est partiellement détruit dans l'œuf du *strongylocentrotus*. Tennent (1912) obtient des résultats concordants avec d'autres oursins. Que décider en pareille occurrence? Le résultat du croisement répond au critère dans un cas, puisque l'ovule détruit le spermatozoïde ; il n'y répond pas dans l'autre, puisque la fécondation a lieu normalement et permet d'exprimer des différences en langage mendélien : ce sont deux espèces en un sens, ce ne sont que des variétés dans l'autre.

Du reste, d'autres expériences montrent que l'action d'un spermatozoïde sur un œuf provoque un développement, même si les deux gamètes appartiennent à des organismes n'ayant certainement entre eux aucune parenté proche. Bataillon a fécondé des œufs de crapaud avec du sperme de triton ; Kupelwieser, puis Lœb, ont provoqué le développement d'œufs d'oursin avec des spermatozoïdes de mollusques. Certes, dans ces cas extrêmes, la fécondation ressemble d'assez près à la production d'une parthénogénèse artificielle, car les noyaux des deux gamètes ne s'accouplent pas ; il n'y en a pas moins segmentation de l'œuf, développement d'un individu : ce résultat rend inapplicable le critère de la stérilité et mène à des conclusions visiblement absurdes.

Faudrait-il s'en tenir à la similitude morphologique? Mais, si étroite soit-elle, elle n'exclut pas la possibilité de différences profondes : les naturalistes reconnaissent des « races physiologiques ». L'une des plus remarquables est celle que L. Mercier a constaté chez les souris : il existe des lignées dont les membres sont particulièrement aptes au développement du cancer, et d'autres qui y sont réfractaires. Extérieurement, rien ne distingue les premières des

secondes, les différences raciales n'excluent pas, d'ailleurs, la possibilité de croisements féconds.

De leur côté, divers botanistes, Godron en particulier, remarquent que des végétaux, très semblables et généralement confondus, se comportent de manière nettement différente. Ainsi, le nom de *lychnis dioïca*, par exemple, s'applique à des plantes très voisines, quant à leur apparence extérieure; mais les fleurs des unes s'ouvrent le soir et celle des autres, le matin. Sans doute un examen minutieux révèle-t-il entre ces plantes des différences dans la forme des dents du calice, dans l'aspect de la capsule et la disposition de ses dents ; mais ces différences sont si légères qu'elles ne paraissent pas légitimer, du point de vue morphologique, une séparation spécifique. La manière d'être physiologique indique, au contraire, une distance assez grande pour disjoindre le *lychnis dioïca* en deux espèces : *L. vespertina* et *L. diurna*.

On observe, chez les animaux, des différences comparables quant à la manière de vivre. Il existe notamment deux formes de grillons fécondes entre elles, que les systématiciens hésitent à séparer, le *gryllus campestris* et le *gryllus bimaculatus*. Ce qui les distingue surtout, c'est leur mode de vie : le premier creuse généralement un terrier ; le second n'en creuse pas. Mais il faut ajouter que cette différence paraît liée à l'habitat, ce qui complique encore la question.

La physiologie fait donc ressortir et donne de l'importance à de minuscules particularités extérieures. Si ces particularités sont permanentes dans la suite des générations, elles caractérisent l'ensemble des individus qui les portent : n'est-ce pas là la définition même de l'espèce? La pratique des cultures et des élevages indiquerait-elle des liens de descendance que la morphologie ne montre pas clairement?

A démontrer cette hypothèse, Jordan (1864) s'est appliqué. Examinant divers exemplaires de pensée sauvage, de crucifères variées, *draba verna* tout spécialement, Jordan parvient à isoler plusieurs catégories dont les représentants diffèrent de ceux des catégories voisines par d'infimes caractères : poils bifurqués ou trifurqués, pétales plus ou moins étroits, etc. Isolant ces catégories et les cultivant, Jordan constate la persistance de ces particularités dans la suite des générations. Il dissocie ainsi la pensée sauvage

en plusieurs dizaines et *draba verna* en plus de deux cents lignées distinctes, constituant, à son dire, autant d' « espèces élémentaires », de « petites espèces », jusqu'ici confondues en une seule.

Le fait établi par Jordan n'est pas contestable. D'autres auteurs, pour les céréales, les infusoires, les daphnies, ont reconnu l'existence de ces « petites espèces », « génotypes » indépendants les uns des autres, bien que formant des séries continues. Ces « génotypes » réalisent-ils alors le critère tant recherché de l'espèce? Mais la constance de leurs caractères distinctifs n'exclut pas les variations individuelles, si bien que les individus d'un génotype se confondent avec ceux de l'un quelconque ou de plusieurs des autres ; ils s'entremêlent dans une population et se croisent de toutes les manières. On ne saurait mieux comparer ces « petites espèces » qu'aux multiples races de chiens ou de bovins, à toutes les « sous-espèces » que distinguent actuellement les ornithologistes. Ce sont sans doute des variétés ou des races morphologiques ; elles conduisent à envisager l'espèce dans le temps ; mais elles n'apportent aucun élément utile pour résoudre la question même de l'espèce.

Ainsi la recherche d'un critère conduit au désaccord et à la confusion. Quelque point de vue que l'on adopte, on ne réussit pas à établir objectivement l'existence d'unités nettement caractérisées, à formuler une définition précise enfermant exactement l'objet défini.

Qu'est-ce à dire?

De l'ensemble des documents recueillis un fait se dégage dont il importe de mesurer l'importance : entre les êtres vivants existent des différences d'ordre constitutionnel que l'apparence extérieure ne permet pas d'apprécier à sa juste valeur. Des écarts morphologiques que nous estimons très grands correspondent à des écarts physiologiques relativement faibles ; inversement, une apparente similitude dissimule un écart physiologique marqué. Or, l'observation, comme l'expérience, prouvent que les propriétés physiologiques sont respectivement héréditaires, de sorte que l'on ne peut arguer de différences momentanées et strictement individuelles. Mais nous ne possédons aucun moyen d'apprécier la valeur des rapports entre les diffé-

rences ou les similitudes morphologiques et les états constitutionnels physico-chimiques correspondants. *Lychnis dioïca*, dont certains individus épanouissent leurs fleurs pendant le jour et d'autres le soir, est à cet égard fort remarquable ; l'écart physiologique paraît nettement plus important que ne le laissent soupçonner quelques légères particularités morphologiques.

De cet exemple, on doit rapprocher les constatations de A. Delcourt (1909). Menant, sur les insectes aquatiques compris dans le genre notonecte, une enquête rigoureuse, Delcourt remarque que, sous le même nom de *notonecta glauca*, existent des organismes vivant ensemble et différant à peine par la teinte des élytres. La plupart d'entre eux s'accouplent indistinctement les uns avec les autres ; mais quelques-uns forment une catégorie spéciale caractérisée par une coloration relativement pâle, par la durée de son cycle évolutif, et surtout par l'absence d'accouplement avec les autres *notonecta glauca*. Les essais expérimentaux échouent, bien que la disposition des armures génitales n'apporte aucun obstacle matériel. Sous une dissemblance morphologique peu perceptible existe donc une différence assez marquée pour établir, entre certains individus, une barrière efficace. L'amixie suffit pour isoler des organismes doués de propriétés définies, abstraction faite de leur aspect extérieur.

Trouverions-nous alors un critère décisif dans l'amixie? Or, il semble que l'écart entre deux états constitutionnels ne conserve pas toujours la même grandeur et que l'affinité sexuelle s'accuse ou disparaisse en même temps que cet écart varie. Parfois, en effet, entre deux formes existent tous les intermédiaires dans une région, tandis qu'elles sont franchement distinctes dans une autre. Coutagne l'a constaté pour *Helix hortensis* et *H. nemoralis*, pour *H. ventricosa* et *H. acuta*. Delcourt a saisi le phénomène sur le vif entre *notonecta glauca* et *N. fucata*. Nettement tranchées dans le nord, des transitions ménagées réunissent ces deux formes dans le midi. L'amphimixie est la règle dans le second cas, l'amixie dans le premier : espèce dans un cas, simple race ou variété dans l'autre? D'ailleurs, les *N. fucata* du nord ne sont pas entièrement superposables à celles du Midi : les unes sont un peu plus petites que les autres, et ces différences extérieures traduisent, sans doute, des diffé-

rences constitutionnelles. Retenons ces dissemblances régionales, reliées par des formes intermédiaires en certaines régions : elles démontrent que l'on ne peut établir deux espèces qu'en négligeant les transitions morphologiques, et que l'amixie, nette dans une région ne l'est peut-être pas en d'autres ; bien au contraire, les états intermédiaires ne persistent que par une amphimixie très étendue.

En tout cas, ces transitions morphologiques et physiologiques aident à montrer la diversité des distances qui séparent les organismes. Mais elles ne les montrent que d'une façon superficielle ; elles ne nous permettent pas d'apprécier la nature des différences constitutionnelles. A cet égard, la biochimie ne nous donne encore que des indications très fragmentaires. Cependant, nous possédons des données intéressantes, et qu'il convient de retenir, car elles jettent quelque lumière sur la question de l'espèce. La génétique, en effet, prise sous son aspect physico-chimique, intervient utilement pour nous renseigner sur la valeur réelle des différences qui séparent les caractères extérieurs, et sur les conditions qui rendent un croisement fécond ou stérile.

Diverses tentatives ont déjà donné des résultats précieux. J. Carles, le premier (1934), a constaté chez les iris, une relation nette entre les possibilités de fécondation et la nature des glucides caractéristiques des deux plantes croisées. Les iris sont répartis en un assez grand nombre d'espèces morphologiques, avec lesquelles les horticulteurs pratiquent des croisements variés. Or, certains croisements sont possibles, d'autres ne réussissent jamais. Où réside la cause des succès et des insuccès? la morphologie n'entre pas en ligne de compte, ni davantage le nombre et la forme des éléments du noyau, les chromosomes. Souvent, les formes les plus voisines quant à ces caractères ne se croisent pas, tandis que des formes assez différentes se fécondent. Rien n'est plus instructif, à cet égard, que de comparer leurs chromosomes. C'est ainsi que *iris hoogiona*, qui en renferme quarante-quatre, est fécondée par *I. macrantha* qui en renferme quarante-huit ; en outre, d'un iris à l'autre, la forme des chromosomes diffère de façon très marquée.

De ces résultats se dégage une première conclusion, qui s'accorde avec les résultats de Baltzer, de Tennent et autres ; l'union d'un ovule et d'un spermatozoïde n'inté-

resse pas uniquement le noyau, et ses constituants : elle intéresse aussi le cytoplasme. A cette conclusion, l'analyse chimique apporte un appui décisif. J. Carles examine successivement les protéides, les lipides, les tanins, les glucides. Or, relativement aux fécondations croisées, les substances des trois premiers groupes paraissent sans action ; le rôle important appartient aux glucides. Mais ils sont divers, et ne sont pas les mêmes pour toutes les espèces. Et il se trouve que les croisements sont féconds quand ils s'effectuent entre formes qui renferment les mêmes glucides ; nul croisement ne réussit dans le cas contraire.

Les expériences de A. de Cugnac (1939) donnent une indication de même sens. Deux graminées, *elymus riparius* et *agropyrum caninum* diffèrent par les glucides qu'ils renferment ; leur croisement, sans être absolument stérile, ne donne qu'un résultat insignifiant. Et il en est ainsi, quel que soit le sens du croisement.

Du point de vue qui nous occupe, ces faits et d'autres encore indiquent que la distance physico-chimique ne correspond guère à celle qu'indique la morphologie : des « espèces » placées dans un même « genre » en raison de leur conformation ne se comportent pas toutes de la même manière vis-à-vis d'« espèces » placées dans un « genre » différent ; des « espèces » placées dans le même genre ne se comportent pas de la même manière les unes vis-à-vis des autres : les différences que préjuge l'analyse morphologique ne sont pas celles que montre l'analyse chimique. Certes, les caractères extérieurs reflètent l'état constitutionnel ; mais ils le reflètent de manière fort imprécise.

En conséquence, les catégories que nous établissons relèvent de décisions arbitraires. Parfois, les naturalistes l'expriment sans détours. C'est ainsi que l'abbé Ravel, collaborateur de Coste, dans la préface de son *Essai sur la flore du sud-ouest de la France*, qui a précisément pour objet de discerner et de dénombrer les espèces, affirme la réalité de l'espèce. Mais l'homme ne pourrait atteindre cette réalité ; « pour en acquérir une notion exacte, il faut sortir du domaine de l'observation et entrer dans celui de la pensée pure ».

Rien n'exprime mieux combien est relative la notion d'es-

pèce. Acceptée sous cette réserve, nous nous trouvons en présence d'une notion de sens commun, fort utile pour le langage courant ; elle désigne un ensemble d'individus plus ou moins comparables entre eux par leur aspect extérieur et l'analogie de leur manière de vivre, que ces individus descendent les uns des autres ou appartiennent à des lignées différentes. Peu importe que leur ressemblance suggère une parenté ou une convergence, nous sommes incapables d'apprécier l'importance véritable des dissemblances et des ressemblances constatées entre les individus.

Et rien ne nous autorise à remplacer par un acte de foi les éléments essentiels qui nous manquent. Ce dont nous ne saurions douter, c'est que ces catégories n'ont, par elles-mêmes, d'existence propre. Aucun lien mystique ne relie les individus qui les composent. Chacun d'eux mène une vie autonome, et nul n'a le souci de sa lignée ; rien n'indique que son activité, quelle qu'elle soit, s'exerce au bénéfice d'individus qui appartiendraient à un vaste ensemble, l'*espèce* en l'occurrence. Chacun d'eux a, si l'on peut dire, son intérêt propre ; il n'a pas à défendre l'existence de la masse des individus supposés constituer l'*espèce*, entité agissante.

L'accord étant fait sur ce point essentiel, nous devons constater que l'importance numérique des groupes d'individus semblables que nous désignons sous le nom d'espèce varie de façon sensible au cours des années, que certains d'entre eux s'accroissent considérablement, tandis que certains autres disparaissent. Les vestiges de formes animales et végétales que renferment les couches géologiques l'indiquent clairement : tels les trilobites, les ammonites ou les fougères arborescentes, qui n'ont plus aucun représentant dans la nature actuelle. D'autres, au contraire, apparus tôt ou tard, se perpétuent jusqu'à nos jours. Quelles sont les influences qui favorisent le développement ou entraînent la disparition des organismes? C'est la question même qui nous occupe.

Écartons, dès l'abord, l'hypothèse du « vieillissement des espèces ». Elle s'est fait jour à diverses reprises ; mais on ne saurait dire qu'elle soit même une vue de l'esprit. Tout ce qui précède permet de la négliger sans autre discussion ; ne suffit-il pas d'ajouter qu'elle ne repose sur aucun appui

solide? Les individus vieillissent, chacun le sait ; mais d'autres leur succèdent ; et tant que persistent les conditions favorables les lignées continuent, les individus naissent et se développent, et l'ancienneté de leur ascendance, si lointaine soit-elle, n'apporte par elle-même aucune cause de décrépitude ; il faut, de toute nécessité, que les conditions actuelles aient en quelque mesure altéré l'état constitutionnel des progénitures proches ou lointaines, ou des individus au cours du développement.

La constatation de disparition plus ou moins massive d'individus semblables fait aussitôt penser que les conditions d'existence ont changé, déterminant une vie précaire et la mort.

Le « vieillissement » d'un ensemble ainsi éliminé de notre recherche, et nous étant entendus sur la valeur relative de l'« espèce », peut-être pourrons-nous apercevoir les circonstances diverses qui entraînent la destruction ou favorisent la persistance des formes animales ou végétales.

# PREMIÈRE PARTIE

# LA THÉORIE DE LA SÉLECTION NATURELLE ET DES « MOYENS DE DÉFENSE »

## PRÉAMBULE

Telle que l'a conçue et développée Darwin, la théorie de la sélection naturelle implique une concurrence permanente entre les organismes. Se produisant sous les formes les plus diverses, cette concurrence serait la condition même de l'évolution du monde vivant. « La sélection naturelle, écrit en effet Darwin, agit exclusivement au moyen de la conservation et de l'accumulation des variations qui sont utiles à chaque individu dans les conditions organiques et inorganiques où il peut se trouver placé à toutes les périodes de la vie. Chaque être, et c'est là le but final du progrès, tend à se perfectionner de plus en plus relativement à ces conditions. Ce perfectionnement conduit inévitablement au progrès graduel de l'organisation du plus grand nombre des êtres vivants dans le monde entier » (1).

Ces quelques lignes renferment toute la doctrine : on connaît sa genèse. La lutte très active que les organismes soutiennent sans cesse les uns contre les autres aurait pour cause leur reproduction intense. Tandis que le nombre des individus les plus divers va toujours croissant, la quantité des matériaux nutritifs augmente peu ou n'augmente pas. Dès lors l'existence devient de plus en plus difficile ; une lutte violente s'ensuit d'où résulte une destruction compensatrice. C'est la conception même de Malthus.

(1) *Origine des espèces*, trad. Barbier, p. 133.

Cette lutte universelle et permanente serait à la fois destructrice et génératrice de progrès. Qu'elle s'engage entre individus de même espèce ou d'espèces différentes, la victoire appartiendrait au plus apte par la force physique ou par l'habileté. L'individu victorieux fera souche de descendants améliorés, capables de vaincre. L'amélioration se poursuivant et s'accentuant d'une génération à l'autre, une évolution progressive en résulterait.

La valeur propre de la théorie ressortira de l'examen des faits et de leur interprétation rationnelle. Mais il faut, dès l'abord, indiquer que Darwin n'envisage pas uniquement la concurrence sous la forme directe et brutale de conflits entre organismes. Bien au contraire, il admet que cette concurrence revêt tous les aspects possibles ; elle englobe toutes les relations de dépendance des organismes les uns vis-à-vis des autres : les difficultés de l'existence proviennent des conflits directs, ou indirects. De toutes façons, nul individu ne survit s'il ne se « défend » ; pour cela, il dispose de moyens variés. Avant tout s'impose donc l'examen de ces « moyens de défense » ; ont-ils l'efficacité et jouent-ils le rôle que leur attribue le système de la sélection naturelle? quelle est leur valeur propre? En bref, comment le système s'accorde-t-il avec les faits? C'est ce que, tout d'abord, il importe d'examiner.

# CHAPITRE PREMIER

## RENCONTRE D'INDIVIDUS DE MÊME ESPÈCE

Que des conflits s'élèvent entre les êtres vivants est hors de discussion. L'important est d'apprécier exactement, et sans idée préconçue, la forme et les conditions du conflit. A cet égard, il faut examiner séparément les rencontres entre individus de même espèce, et celles d'individus d'espèces différentes. Entre individus de même espèce, le conflit est une compétition pour une proie : toute rencontre engendre-t-elle un combat? et quand il y a combat, se termine-t-il forcément suivant la loi du plus fort? La question qui se pose est, d'évidence, la question essentielle : elle engage, dès l'abord, le fond même de la théorie.

### 1. — **Les conditions de la rencontre et leur diversité.**

En réalité, les conditions de la concurrence sont infiniment multiples et diverses ; de cette diversité, faut-il le dire, dépend le résultat.

On admettrait volontiers, *a priori*, que toute rencontre où les antagonistes ne disposent que de leurs ressources propres, favorise le plus vigoureux et le mieux armé. Or, souvent, il suffit de peu pour que la force brutale ne règle pas la compétition. Qui n'a observé moineaux, pigeons ou poules entrant en conflit pour la possession d'une quelconque substance alimentaire? C'est la compétition type

entre individus de même espèce que Darwin envisage : lorsque deux individus aperçoivent une prébende, tout dépend de la distance qui la sépare de chacun d'eux. A distance inégale, le morceau appartient au premier arrivé, qu'il soit ou non le plus habile, le plus fort ou le plus rapide. Un conflit s'élève quand les deux oiseaux touchent au but en même temps : qu'adviendra-t-il alors? Sans doute, le plus vigoureux triomphera-t-il ; le blessera-t-il sérieusement? D'ordinaire, la bataille ne se prolonge guère ; le battu s'éloigne et cherche fortune ailleurs. Ce peut être un individu constitutionnellement faible, ou, plus simplement, un individu jeune. Envisageons alors les conséquences : repoussé, l'individu jeune ne rencontrera pas constamment un adulte qui l'empêche de se nourrir : les circonstances ne seront pas constamment défavorables, il ne disparaîtra pas. A supposer qu'il disparaisse, la « sélection » aura-t-elle joué et maintenu le plus apte? S'il s'agit d'un individu jeune, n'arrivera-t-il pas que ce soit constitutionnellement le meilleur, relativement faible en raison de son âge, que des défaites successives ou un vigoureux coup de bec tombant au bon endroit auront pour effet d'éliminer?

L'exemple n'est pas strictement théorique ; il correspond à des scènes d'une réalisation fréquente entre animaux les plus divers. Les compétitions qui mettent aux prises deux animaux de même espèce conduisent aux mêmes remarques : en toute occurrence la défaite ne dépend pas forcément d'une infériorité véritable, souvent elle dépend des incidences variables du moment neutralisant une supériorité foncière. Et quand la bataille rassemble plus de deux individus, éventualité fréquente, une véritable coalition s'établit souvent, qui réunit deux ou trois individus contre un seul. Comment discerner, dans la bagarre, le plus fort ou le mieux doué? Le résultat ne donne, à cet égard, aucune indication utile. Les antagonistes se battent avec acharnement ; il y a des blessés, peut-être grièvement atteints, et nous n'en savons pas davantage.

Des conditions diverses déterminent des combats de cet ordre parmi les animaux sauvages, à quelque groupe qu'ils appartiennent. Ne sait-on pas que des batailles violentes s'engagent entre les sangliers mâles, les vieux solitaires s'en prenant aux jeunes? Comment affirmer que la différence d'âge, qui pèse sur le résultat, donne l'avantage au mieux

doué? En toute occurrence, la question se pose de telle manière que l'on ne saurait parler de la persistance du plus apte.

Ce n'est pas tout encore. La compétition ne se passe pas toujours, ni souvent peut-être, en terrain découvert. Tel obstacle se trouve qui modifie grandement les conditions d'une rencontre et favorise l'un des antagonistes, indépendamment de sa valeur propre. L'obstacle peut être occasionnel, lié à des circonstances locales ou momentanées, ou bien dépendre normalement de la manière de vivre des animaux.

Touchant les obstacles occasionnels, il n'y a pas lieu d'insister. On imagine aisément les circonstances infiniment variées susceptibles d'intervenir en pareille occurrence, sans qu'il soit, cependant, possible de retenir aucun exemple précis. Il en va tout autrement pour ce qui est des circonstances tenant à la manière de vivre. Voici, à cet égard, quelques faits directement observés.

Une chenille de microlépidoptère, *olethreutes oblongana*, habite normalement à l'intérieur des capitules de la cardère sauvage (*dipsacus sylvestris*). Quand, au cours de l'été, on ouvre l'un quelconque de ces capitules, le réceptacle charnu fait défaut, laissant une cavité centrale, occupée par une chenille, et une seule (fig. 2). Cet isolement paraît, de prime abord, singulier. Aucune déformation extérieure ne révèle la présence de l'insecte ; et l'on n'aperçoit rien qui explique sa vie solitaire : la cavité permettrait la coexistence de deux ou trois individus. Chaque femelle déposerait-elle un seul œuf dans un capitule où nulle autre n'a pondu? L'examen des capitules frais, au printemps, donne l'explication de cet isolement. Au printemps, en effet, le réceptacle renferme une moelle dans laquelle vivent en général plusieurs chenilles de même âge ou d'âge différent. Elles circulent dans la moelle tout en la dévorant. Tant qu'elles restent séparées les unes des autres par une suffisante épaisseur de tissu médullaire, chacune vit comme si elle était seule. Mais un moment vient où elles arrivent au voisinage immédiat, au contact même les unes des autres : alors, fatalement, s'élève le conflit. L'inspection des lieux montre aisément que les conditions de la rencontre favorisent l'une ou l'autre des chenilles indépendamment de leurs qualités propres. De même taille ou de taille différente, de même force ou de

force inégale, leur position relative l'une par rapport à l'autre au moment de la rencontre décidera de l'issue du combat ; la circonstance essentielle qui crée un avantage

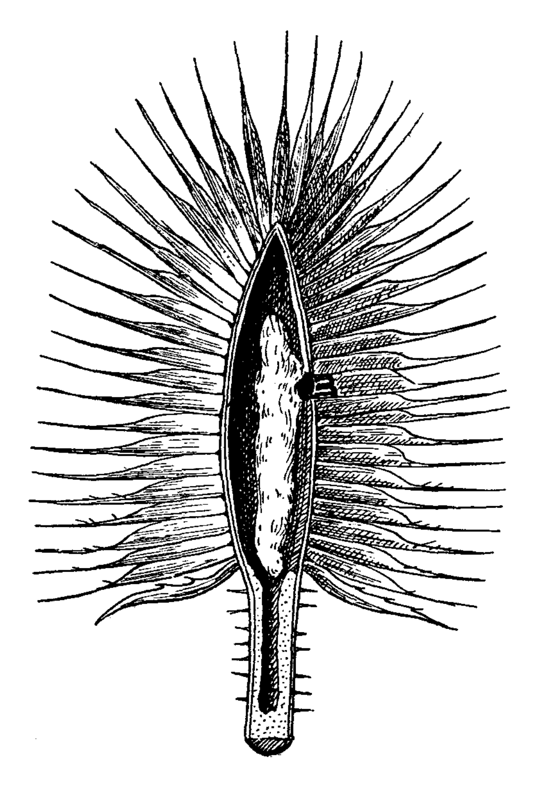


FIG. 2. — Capitule de cardère (section longitudinale et médiane) : à l'intérieur de la cavité, une gaine de soie enveloppant la chenille et s'ouvrant à l'extérieur.

ou entraîne une infériorité est strictement extérieure aux chenilles. Chacune d'elles est protégée par le tissu même dans lequel elle circule, creusant une galerie étroite au fur et à mesure qu'elle s'alimente. Dans ces conditions,

deux chenilles entrent en contact de façon infiniment variable au gré des cas particuliers ; il suffit que l'une aborde l'autre de flanc, par derrière, par la face ventrale pour qu'elle puisse mordre et tuer : ce sera donc aussi bien la plus faible, en raison de son âge et de sa taille, que la plus forte qui supprime l'autre. Et si les deux individus sont de taille égale et d'égale force, aucune aptitude personnelle ne compensera l'avantage qu'apportent à l'un d'eux les conditions du moment. Finalement un seul individu persiste : c'est lui que nous trouvons, solitaire, dans un réceptacle évidé ; et ce peut être le meilleur ou le pire.

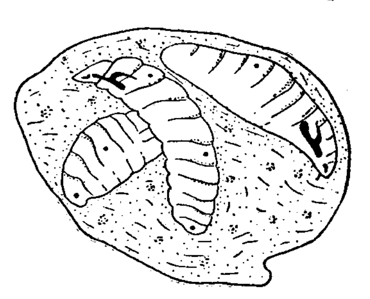


Fig. 3. — Kyste renfermant trois cadavres de larves d'une mouche parasite de ver de terre.

(*D'après Keilin.*)

Ces faits ne sont pas exceptionnels. D'autres chenilles, placées dans des conditions analogues, se comportent de la même manière. *Myeloïs cribrella*, par exemple, se nourrit aux dépens des capitules de chardon. Qu'une seconde chenille pénètre dans un capitule déjà occupé, elle est aussitôt attaquée. Suivant que les deux individus se trouvent face à face ou que la nouvelle venue atteigne l'extrémité postérieure de l'autre, le résultat diffère et ne dépend nullement des qualités des antagonistes.

P. Marchal, de son côté, constate (1906) qu'il n'a jamais rencontré plus d'une larve d'*inostomma* vivante (hyménoptère parasite) à l'intérieur du corps de son hôte, un diptère. En revanche, il a vu, dans le même hôte, les dépouilles appartenant à deux larves parasites du même âge. Il conclut qu'une lutte s'engage entre les larves d'*inostomma* cohabitant dans un même hôte, «lutte habituellement mortelle pour tous les parasites à l'exception d'un seul mais qui, dans le cas dont il s'agit, avait été fatale pour les deux parasites». En outre, Marchal observe — et nous y reviendrons — la présence dans un même hôte, de larves d'espèces différentes — *platygaster* et *inostomma.* Il admet que si, en raison de sa taille, celle-ci « doit souvent triompher,

c'est manifestement celle-là qui triomphe en d'autres cas».

Les observations et les remarques de D. Keilin (1915) ne sont pas moins significatives. Elles portent sur une mouche (*pollenia rudis*) qui pond sur un ver de terre, *allolobophora chlorotica*. Dès leur éclosion, les larves traversent le tégument et pénètrent à l'intérieur de l'hôte. Un ver renferme de une à quatre larves parasites, mais une seule atteint son développement complet et donne un adulte. L'examen direct permet de retrouver les cadavres des deux ou trois autres ; souvent on aperçoit, sur le cuticule, des taches noires (fig. 3 et 4), provenant des coups de crochet donnés par une larve voisine. Ces coups entraînent directement la mort ; mais, remarque Keilin, « si une larve est mortellement blessée, ce n'est pas toujours la larve la plus faible dans la lutte pour l'existence, mais celle qui, grâce à quelques conditions spéciales, a pris une position fâcheuse en plaçant une partie de son corps dans le champ d'action du crochet mandibulaire de sa voisine».

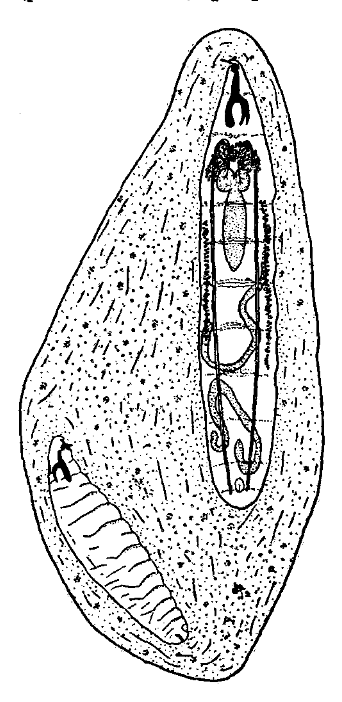


Fig. 4. — Kyste renfermant une larve vivante et un cadavre d'une larve de mouche parasite de ver de terre.
(*D'après Keilin.*)

Picard (1922) observe un ichneumon (*pimpla instigator*) parasite des chrysalides de *pieris brassicæ*, ce papillon blanc si commun. Plusieurs femelles, parfois côte à côte, et sans échanger le moindre coup, introduisent un œuf dans la même chrysalide. Mais, quel que soit le nombre d'œufs pondus, une seule larve atteint sa maturité. De toute évidence, les larves en se développant se rencontrent et s'en-

tretuent. Pantel (1902) signale une mouche tachinaire qui pond sur les larves de la criocère de l'asperge ; les œufs éclosent successivement : la larve née la première tue les suivantes à mesure qu'elles éclosent ; une question d'âge intervient seule.

Bien étudiée par des observateurs différents, tous ces faits concordent et s'appuient l'un l'autre ; ils ne sont pas exceptionnels : d'autres s'y ajouteraient aisément. Faut-il citer encore *larinus vittatus*, charançon qui pond dans les fleurs de la carline en corymbe? J'ai compté jusqu'à neuf larves dans un même capitule ; sans exception, une seule atteint sa maturité. Réparties d'une façon quelconque, elles entrent en contact à mesure que, la substance du capitule diminuant, elles sont entraînées dans le fond du capitule où, fatalement, elles se rencontrent. De même, un autre charançon, *balaninus nucum*, pond dans les noisettes ; rien n'empêche une femelle de déposer son œuf là où une autre femelle a déjà pondu : on aperçoit, sur la coque, les traces des pontes multiples ; mais une seule aboutit. Ce sont les larves les plus jeunes qui succombent ; et rien ne prouve, dans ce cas encore, qu'elles soient les « moins aptes », constitutionnellement parlant.

## 2. — Phénomène antisocial, sans compétition.

De toutes façons, ces pontes multiples aboutissent à la destruction d'individus, qui succombent, plus en raison des circonstances que de leur infériorité vraie. L'espèce n'en retire nul intérêt. En réalité, de nombreux animaux ne supportent pas la cohabitation avec des individus de leur espèce.

S'agit-il de compétition au sens darwinien du mot? Si, en certaines circonstances, les antagonistes paraissent mûs par un besoin de nourriture, ce besoin n'existe pas, pour les mêmes antagonistes, en d'autres circonstances. L'attitude des chenilles des capitules de la cardère est, déjà, significative à cet égard, puisqu'elle manifeste l'antagonisme des individus l'un vis-à-vis de l'autre ; mais les données que nous possédons à leur endroit, pour être d'ordre expérimental, ne suffisent pas à mettre le phénomène en pleine lumière. Le comportement des chenilles de *myeloïs cribrella*

est, en revanche, tout à fait significatif. Lorsque cette chenille, au terme de son développement, cesse de manger, elle abandonne le capitule du chardon, descend le long de la tige, la perfore et s'introduit dans la cavité centrale. Une fois là, elle tapisse la paroi d'un mince revêtement de soie et, du même coup, obture l'orifice d'entrée. En outre, elle tisse deux cloisons transversales, l'une au-dessus, l'autre au-dessous de l'orifice d'entrée. Elle se trouve ainsi dans une loge, généralement assez longue, où, immobile et sans prendre aucune nourriture, elle se transformera en chrysalide.

Mais il arrive que le même pied nourrit plusieurs chenilles ; forcément, alors, toutes se rassembleront dans la même tige. On constate souvent, en effet, sur cette tige, plusieurs orifices d'entrée. J'ai constaté dans une même tige la présence de six individus. Avaient-ils échangé des coups ? sûrement ils s'étaient refoulés, puis isolés les uns des autres par des cloisons de soie. J'ai constaté six loges, sur une longueur de 23 cm, loges d'inégales dimensions, la plus longue, mesurant 7,5 cm et la plus courte 1,7 cm.

Il existe ainsi entre ces chenilles une sorte de répulsion qui les oblige à s'éloigner les unes des autres et à établir entre elles des barrières. Or, il ne saurait être question de compétition pour l'espace, la tige de chardon atteignant plus d'un mètre et souvent davantage ; il ne s'agit pas, non plus, de compétition alimentaire, puisque ces chenilles ne prennent plus aucun aliment. Cette répulsion qui provoque des conflits n'a vraiment aucun sens utilitaire : les individus se refoulent sans se détruire ; et cet antagonisme, qui semble évoquer la lutte universelle, nous paraît dénué de sens. Il paraît surtout dénué d'efficacité, car s'il y a conflit, il n'y a guère de victime et rien ne se produit qui ressemble, de près ou de loin, à une sélection

Au surplus, le phénomène est assez répandu. On le constate chez divers animaux vivant en liberté. Quiconque a observé les truites, par exemple, a constaté que chaque individu vit isolé dans une zone bien déterminée, et refoule incontinent tout congénère qui s'aventure dans cette zone. Le poisson, affirme-t-on, garde jalousement sa chasse réservée. En réalité, le « gibier » n'est ni plus abondant, ni plus rare là qu'ailleurs. Les remous divers dans un lac ou dans une rivière entraînent avec eux des substances alimen-

taires multiples et les répartissent, au gré des circonstances, dans les zones les plus diverses. Compétition? peut-être, mais qui n'entraîne avec elle aucun préjudice vrai.

N'y faudrait-il pas voir, bien plutôt, une manifestation de l'interaction générale des organismes? Et n'aperçoit-on pas, à cet égard, trois catégories bien caractérisées? la première renferme les animaux qui vivent en commun, les sociaux ; la seconde, des animaux qui, menant une vie solitaire, se rencontrent, se réunissent le cas échéant tout en conservant, les uns pour les autres, une complète indifférence ; la troisième, enfin, comprend des animaux, eux aussi solitaires, mais ne se réunissant jamais en groupe, se refoulant, bien au contraire, quand ils se rencontrent : ce sont là des solitaires antisociaux.

Lorsque, d'occurrence, une compétition s'élève entre individus sociaux ou entre solitaires indifférents, les conséquences varient suivant les cas particuliers, mais ne s'accordent guère avec l'hypothèse darwinienne ; et lorsque deux antisociaux se trouvent en présence, ils s'éloignent l'un de l'autre et s'isolent autant que les circonstances locales le leur permettent. On ne saurait parler de conflit véritable.

A ces trois modes de comportement s'en ajoute un quatrième, qui complète l'examen que nous venons de faire et en dicte la conclusion. Parmi les animaux sociaux, un certain nombre d'entre eux constituent des groupes, souvent importants. Chez eux, la vie en commun est de tous les instants ; à peine se dispersent-ils quand ils s'alimentent. Bien des chenilles, telles la vanesse de l'ortie, la vanesse du chardon, le bombyx de l'aubépine, forment des colonies composées d'individus issus d'une même ponte. Ils exploitent la même plante et l'épuisent sans que s'élève le moindre conflit. De même, les processionnaires du pin se répandent, le soir venu, sur les rameaux voisins de leur nid, qu'elles regagnent au petit jour.

Ne voit-on pas, chez les vertébrés, tout spécialement chez les mammifères, le même spectacle? Les troupeaux de ruminants, domestiques ou sauvages, paissent ensemble, souvent au contact immédiat : les conflits sont rares, toujours très brefs, alors que les occasions de bataille pourraient surgir à tout instant.

Cet ensemble de faits, montre bien que les effets de la

compétition entre individus de même espèce sont de faible importance. Sans doute la lutte sanglante suivie de mort n'est-elle pas sans exemple. Mais outre qu'elle ne découle pas toujours, ni souvent peut-être, d'une « lutte pour la vie », elle n'est qu'un cas particulier, et non le plus fréquent, des relations que soutiennent entre eux les individus d'une même espèce. De plus, et surtout, les conséquences de ces luttes sanglantes ne sont nullement celles que leur attribue Darwin.

### 3. — Disette et compétition.

En certaines circonstances, la compétition prend une forme assez particulière. Il arrive que, dans une région où vivent en très grand nombre des individus de même espèce, les substances alimentaires se raréfient et, finalement, s'épuisent. Les naturalistes comparent volontiers le phénomène à la disette qui se produit dans un bocal d'élevage où vivent et se multiplient certains insectes, par exemple un diptère bien connu, la drosophile. Des pontes successives augmentent sans cesse le nombre des larves, si bien que, la masse alimentaire non renouvelée devient insuffisante. Successivement les larves succombent. Quelques-unes, cependant, se transforment et survivent. Ce résultat signifierait-il que les survivants sont doués d'une capacité spéciale de résistance à la famine? Sûrement non : ce sont les plus âgées, parvenues à l'état de pupes ; peut-être aussi celles que les circonstances ont amené vers une partie du bocal où restent encore quelques traces de substances comestibles : les unes et les autres sont-elles les plus résistantes, les plus aptes? A cet égard nous sommes réduits aux hypothèses, nous constatons que, l'âge mis à part, se trouver ici ou là dépend d'incidences multiples où les qualités personnelles n'interviennent guère.

Des cas très analogues se rencontrent dans la nature. Parfois certaines espèces se multiplient au point d'envahir une région, souvent fort étendue. C'est ainsi que les chenilles de *liparis chrysorrhea* dépouillèrent, voici quelques années, les arbres de leurs feuilles, sur une très grande surface. Sans doute, la nourriture n'était-elle pas aussi limitée qu'elle l'est dans un bocal d'élevage ; un moment vient, néanmoins, où nombre d'individus se trouvent privés d'aliment

bien avant d'avoir atteint leur maturité larvaire. Leur capacité de déplacement est limitée ; quelle que soit leur agilité, les chenilles sont incapables de parcourir de grandes distances : à coup sûr nombre d'individus périssent d'inanition. Or, comment déterminer les conditions qui favorisent un individu plutôt qu'un autre? Des obstacles insurmontables neutralisent forcément les qualités individuelles ; les individus les plus résistants au jeûne, voire à la famine, périssent aussi bien que les moins résistants. Les uns et les autres bénéficient des circonstances du moment : comment en douter? En fait, la survivance des uns ou la disparition des autres n'aboutit à aucune sélection liée aux possibilités ou aux insuffisances individuelles.

De même en est-il quand la disette engendre le cannibalisme. Toute lutte met alors aux prises des individus affaiblis. Et leur affaiblissement dépend aussi bien de l'alimentation déficiente que de l'âge relatif ou des qualités intrinsèques des antagonistes. A cet égard, toutes les possibilités se manifestent, qui favorisent ou desservent les individus, quelle que soit l'importance de leurs aptitudes.

Mais il y a mieux. Des expériences ont été instituées (Ph. Lhéritier et G. Teissier, 1937) en vue d'étudier dans quelle mesure joue la sélection naturelle. Le résultat ne manque pas d'intérêt.

Dans une population de 3 000 à 4 000 drosophiles appartenant à la mutation « bar », les expérimentateurs introduisent quelques individus du type normal. Ils observent alors une diminution progressive des mutants, mais au bout de 320 jours, il en reste encore 1,2%. Dans une deuxième population, il en restait 0,37% au bout du cinquantième jour ; et dans une troisième, il en restait 1,05% au 593e jour. De plus, fait remarquable, dans la deuxième population, la proportion remonte de 0,37 à 0,94%. Ce résultat tiendrait, suivant les expérimentateurs, au fait que le caractère « bar » est en partie dominant, de sorte que les accouplements donnent aussi bien des « bar » que des normaux.

Une seconde série d'expériences porte sur deux populations de mutants « ebony » (le caractère « ebony » étant récessif), dans lesquelles on introduit quelques drosophiles du type normal. Au 369e jour, la première population renferme encore 26,3 % d'ebony et au 620e jour, la seconde

population en renferme 14,1 %. Enfin, une population conservée de janvier 1934 à mars 1937 renfermait encore 11,7 % d'ebony.

Au point de vue qui nous occupe, l'expérience est fort intéressante. Ses résultats ne fournissent, en effet, aucun appui à l'hypothèse de la sélection naturelle. Sans doute ne s'agit-il pas de compétition alimentaire, et les expérimentateurs le notent ; nous avons affaire ici à ce que l'on pourrait appeler la compétition génétique : deux formes très voisines, variétés d'une même espèce, s'affrontent ; laquelle l'emportera ? Dans le cas particulier des drosophiles bar et ebony, mutants récessifs, le type normal l'emporte, mais cela ne signifie pas que la variation implique un désavantage, rende le mutant moins « apte » à vivre et à se développer. Par le jeu des croisements, la forme normale, « dominante », masque la mutation « récessive », mais ne la supprime pas. Même, dans l'expérience en vase clos qui nous retient, une certaine proportion de mutants persiste ; il ne fait point de doute que, dans la nature, la proportion eût été plus forte. Les occasions de rencontre, en effet, sont infiniment plus limitées et la suprématie d'une variété sur une autre a bien moins de possibilités de s'exercer. Au surplus, cette suprématie ne s'exerce utilement, du point de vue de la sélection darwinienne, que si elle aboutit à la destruction de la variété la « moins apte ». Et sur ce point on ne saurait rien affirmer *a priori*. Le fait qu'un organisme varie et que sa variation est récessive par rapport au type normal n'implique pas affaiblissement ; la récessivité n'est pas inaptitude : si la dominance dissimule les caractères récessifs, elle ne les supprime pas. Suivant le jeu complexe des rencontres et des accouplements, ces caractères reparaissent ou demeurent cachés.

En définitive, des conflits résultant de la rencontre d'animaux appartenant à la même espèce, ne ressort guère la persistance du plus apte, en tant que résultat constant et obligatoire ; loin d'être la règle, elle n'est qu'un résultat possible. Sans doute, les darwiniens les plus déterminés admettent-ils, en toute bonne foi, que la sélection naturelle n'assure le succès du plus apte que dans la plupart des cas (1). Cette réserve même ne suffit pas. Comme nous venons

(1) M. PRENANT, Darwin, p. 150.

de le voir, des circonstances multiples interviennent, les conditions des conflits varient au gré des cas particuliers, qui favorisent l'un quelconque des compétiteurs, sans que les avantages personnels entrent en ligne de compte. La complication des phénomènes est extrême, si bien que, dès le début de notre examen, des doutes graves apparaissent sur le rôle attribué à la sélection.

## CHAPITRE II

## RENCONTRE D'INDIVIDUS D'ESPÈCES DIFFÉRENTES

### 1. — Compétition indirecte.

Au fond, la compétition entre individus de même espèce ne serait qu'un aspect du rôle de la sélection darwinienne. Si l'on admet, en effet, que ce mode de compétition aboutit au perfectionnement de l'espèce, à son évolution, il faut admettre que les conflits entre individus d'espèces différentes mettent en question l'existence même d'une espèce : le conflit se résoudrait-il, en général, en faveur de l'espèce douée des moyens capables de s'opposer à la destruction?

A cet égard, les plantes fournissent des faits précis et décisifs. Entre elles, la concurrence n'existe souvent que dans l'imagination des observateurs. Certes, constamment plusieurs espèces se développent et vivent dans le même sol ; mais rien ne traduit l'existence d'une compétition réduisant ou supprimant les unes, favorisant les autres. Pour s'en convaincre, il suffit d'examiner attentivement une station où s'accumulent un grand nombre de végétaux divers. Tel est, notamment, le cas d'une prairie. L'herbe qui en forme le fond pousse drue, et les différents pieds, qui sont autant d'individus, vivent au contact immédiat les uns des autres sans que se manifeste, entre eux, une compétition quelconque. Les aliments qu'ils tirent du sol, en effet, se renouvellent par la chute des feuilles mortes, par la pluie qui entraîne des matériaux variés. Ce n'est pas tout. Parmi les graminées, poussent d'autres plantes, par pieds isolés ou par touffes. Nées d'une graine portée par le

vent ou par tout autre moyen, elles ont pris racine, sans que l'herbe les étouffe ; elles se sont développées et aucun signe de souffrance n'apparaît. C'est que, en fait, elles ne prélèvent pas les mêmes matériaux nutritifs ; du moins leurs racines les puisent en profondeur, là où n'atteignent pas les racines des graminées. Toutes ces plantes vivent côte à côte, sans se nuire, chacune exploitant une zone qui lui appartient en propre et où elle trouve l'alimentation nécessaire.

Au surplus, remarquons que, de place en place, existent des zones peu étendues où le sol est à nu, laissant une place vide qui permettrait à bien des individus de trouver leur existence.

Parfois, enfin, il arrive que, les graines de l'une ou l'autre de ces plantes tombant sur place, des touffes se constituent, tendant à envahir le tapis de graminées, telles des labiées ou des scabieuses. Ce n'est pas qu'elles détournent à leur profit des matériaux nutritifs ; les unes plongent leurs racines très au-dessous de celles des graminées, tandis que les autres, s'établissant au même niveau, utilisent des matériaux différents en qualité et en quantité. De toutes façons, rien ne se produit qui évoque une compétition éliminatoire. Cependant apparaît un phénomène différent : un moment vient où ces plantes, élevant leurs rameaux au-dessus de l'herbe, interceptent une partie de la lumière ; mais alors, les graminées s'allongent à leur tour et retrouvent un éclairement normal. En aucune manière, il ne s'agit de concurrence d'ordre alimentaire, ni de ce que l'on pourrait appeler une compétition pour l'espace : il y a place au soleil pour les unes comme pour les autres et l'on n'aperçoit aucun signe de souffrance.

Le même phénomène se produit lorsqu'un arbre pousse aux abords immédiats d'un champ qu'occupent des plantes basses. Tant que le feuillage reste clairsemé, les plantes basses ne subissent aucun dommage ; les racines de l'arbre, profondément enfoncées, ne détournent pas à leur profit les matériaux des couches superficielles. Mais lorsque les rameaux de l'arbre s'étendent, le feuillage forme un écran qui projette une ombre permanente : dès lors, les plantes sous-jacentes s'étiolent progressivement et, sans disparaître complètement, se réduisent à des touffes grêles, isolées et peu nombreuses, qui ne fructifient pas ou fructifient peu.

Parlerons-nous de concurrence? s'établit-il entre l'arbre et les plantes herbacées une compétition pour l'air ou la lumière? L'interception de l'un ou de l'autre ne fournit à l'arbre aucun bénéfice. Son feuillage altère gravement les conditions d'existence des végétaux qui croissent au-dessous de lui.

Cependant, diminuant l'apport de lumière, l'arbre ne supprime-t-il pas des concurrents susceptibles de puiser à la même source que lui des matériaux nutritifs? Pour lever l'objection, il suffit de remarquer que les racines de l'arbre et celles des plantes basses ne puisent pas au même niveau ; et l'on doit ajouter que l'arbre, par les feuilles qu'il perd à l'automne, fournit aux couches superficielles du sol des substances fertilisantes ; les végétaux qui poussent autour de lui en bénéficient dans une certaine mesure. En la circonstance, parler de sélection reviendrait donc à invoquer un facteur imaginaire. Les plantes qui végètent misérablement ou disparaissent sont des plantes quelconques relativement à l'arbre ; et celui-ci n'est ni le plus apte, ni le moins apte : rien n'intervient qui ressemble à une compétition.

Parfois, pourtant, certaines plantes basses végètent abondamment, détournent à leur profit la majeure partie des matériaux nutritifs des couches superficielles où s'alimentent bien d'autres plantes. Celles-ci, progressivement envahies et finalement épuisées, ne disposant d'aucun « moyen de défense », tôt ou tard disparaissent. Telle est, notamment, l'action d'un millepertuis cultivé qui se substitue aux végétaux herbacés de son voisinage. Ici, la concurrence ne saurait être contestée. D'évidence, le millepertuis trouve dans certains sols des conditions particulièrement favorables. Mais on aurait tort d'attribuer à ce cas particulier une signification générale. Toute plante, comme tout animal, indépendamment de ses qualités propres, rencontre une fois ou l'autre des conditions spéciales qui facilitent son existence. Ce ne sont jamais que des faits de portée très limitée, sans rapport véritable avec la doctrine darwinienne : la même espèce rencontrera ailleurs des conditions qui lui rendront la vie difficile.

Il convient d'envisager des faits différents, particulièrement les faits relatifs aux conflits qui s'élèvent entre des

animaux appartenant à des espèces bien distinctes. Souvent, par exemple, une troupe de moineaux se réunit autour de quelques graines, éparses sur le sol, et les exploite. A peine les moineaux commencent-ils à picorer que des pigeons surviennent. Aussitôt les moineaux s'envolent, n'esquissant aucune résistance. La compétition ne fait point doute. Toutefois, si la compétition ne fait point doute, nulle sélection n'en résulte. Les moineaux chassés persisteront, aussi bien que les pigeons qui les refoulent ; ils trouveront plus loin une nouvelle prébende et l'utiliseront sans être dérangés : concurrence, sans doute, mais qui met uniquement en jeu la différence de taille caractéristique des espèces en présence. Cette différence intervient dans certains cas ; elle n'intervient pas dans un certain nombre d'autres ; faiblesse et force ne sont que relatives, elles ne donnent prise à aucune sélection.

Des conflits en tout comparables s'élèvent fréquemment, avec le même résultat, entre les animaux les plus divers. Même il arrive que, pris par surprise, les plus forts cèdent la place aux plus faibles. Et quand l'inverse se produit, le plus faible cherche, et trouve, fortune ailleurs : agresseur et victime persisteront également bien, sans qu'intervienne un caractère nouveau apportant avec lui un « avantage » capable d'assurer la prééminence.

## 2. — Attaques directes et corps à corps.

Tout de même, la « concurrence » se présente souvent de façon très différente. Il ne s'agit plus d'organismes qui entrent en conflit et se disputent un aliment ; il s'agit d'organismes dont l'un sert de nourriture à l'autre : il y a vraiment agresseur et victime.

C'est ici qu'il convient de marquer une importante précision : il faut examiner si n'importe quel organisme s'attaque à n'importe quel autre ou si, bien au contraire, l'organisme agresseur subit une influence qui l'entraîne vers sa victime, que celle-ci soit ou non « indifférente ». Il importe donc de considérer, dans les rapports que les organismes soutiennent entre eux, l'action qu'ils exercent les uns sur les autres.

La question ne se pose guère pour les végétaux ; en

revanche, elle se pose pour les animaux. En ce qui les concerne, quand une influence se manifeste, elle se traduit par une répulsion ou par une attraction. L'indifférence, comme la répulsion, supprimant tout conflit, assure évidemment la protection la meilleure pour les organismes qui se rencontrent. En revanche, il suffit que s'exerce une influence attractive pour que les deux organismes se rapprochent. Parfois l'attraction se borne à ce rapprochement ; mais parfois aussi elle se complique : l'organisme — ou la substance — qui attire procure parfois un aliment à l'organisme attiré, il entre dans son régime alimentaire : il devient un « agresseur » et l'autre devient une « victime ». Cela ne signifie pas que cette victime fournira l'aliment le meilleur. Il advient aussi que la rencontre aboutisse à la suppression de « l'agresseur » par la « victime ». Non pas que celle-ci fasse sa proie de celui-là : il le supprime sans en tirer bénéfice.

### 3. — **Animaux et plantes pièges.**

Bien des insectes, par exemple, sont entraînés vers des plantes en raison de l'odeur qu'elles dégagent ; ils se posent sur elles, puis s'éloignent, qu'ils aient ou non fait un prélèvement. Cependant, certaines plantes, renversant les rôles, font office d'agresseurs passifs, « capturent » les insectes.

Telles sont l'aristoloche et les arums. Les fleurs de ces plantes forment un tube, relativement profond, tapissé à l'intérieur par des poils obliquement dirigés de haut en bas. De plus, elles répandent, les arums surtout, une forte odeur qui attire des insectes variés ; pénètrant en grand nombre dans ces tubes, ils ne peuvent ressortir : les poils redressés et entrelacés s'opposent à la sortie : peut-être, exceptionnellement, quelques individus finissent-ils par échapper ; en fait, la plupart d'entre eux meurent sur place.

C. C. Sprengel, voici plus de 150 ans, a fixé l'attention des naturalistes sur le rôle des insectes dans la fécondation des plantes. Darwin n'a pas manqué de les considérer comme les agents de la fécondation croisée, supposée fort avantageuse. Le serait-elle que les insectes détruits par l'arum et l'aristoloche n'aideraient qu'à l'autofécondation : pareil résultat s'obtiendrait — et s'obtient — sans transformer des « agresseurs » en victimes, sans le moindre massacre.

De celui-ci, on n'aperçoit pas l'avantage : en fait, arum et aristoloche sont des plantes pièges, qui détruisent sans effet utile.

Ce ne sont point les seules. Bien d'autres attirent et retiennent, sans que ce bénéfice prétendu puisse être invoqué. Les unes capturent par une sécrétion visqueuse, les autres par les épines de leurs bractées florales. Parmi les premières, une composée commune, *picris hieracioïdes*, retient les papillons qui se posent sur elle. J'ai vu un saty-

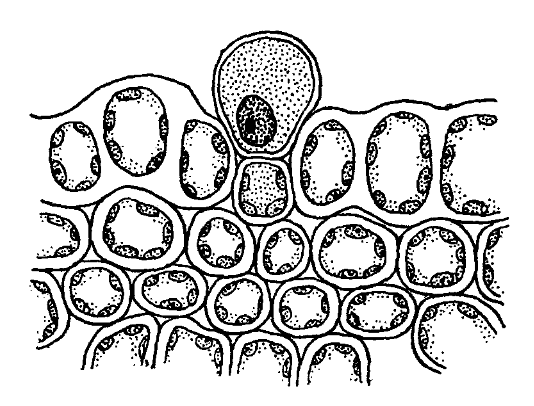


FIG. 5. — Poil de *lychnis viscosa* montrant une cellule sécrétrice de substances adhésives.

(*D'après Molliard et Echevin.*)

ride, *epinephele passiphaë* collé par la trompe et une patte aux bractées d'un capitule. L'insecte était mort après s'être débattu, comme l'indiquait l'état de ses ailes ; de même, un *epinephele jurtina*, également retenu par les pattes, s'était en vain débattu. D'autres lépidoptères s'engluent au contact des feuilles ; quelques-uns échappent en laissant trois ou quatre de leurs pattes, d'autres meurent sur place.

La liste des plantes à sécrétion visqueuse est assez longue. On compte des œnothères, des asclépiadées, la *campanula medium*, le *cirsium discolor*, diverses caryophyllées [1].

(1) *Silene nutans, Lychnis githago, Cucubalus boccifer.*

Celles-ci sont parmi les plus énergiques : la zone sécrétrice, étudiée par Molliard et Echevin, occupe la partie supérieure de la tige, formée par des poils de l'épiderme qui donnent un produit visqueux (fig. 5).

Parmi les plantes qui retiennent les insectes par les épines des bractées florales, la plus répandue est une composée, la bardane (*lappa communis*). Signalée, à ce point de vue, dès 1879, par O. P. Cambridge, et l'année suivante par E. Asa-Fitch, je l'ai récemment observée à deux reprises (1913) : il s'agissait de noctuelles, accrochées par les pattes et mortes sur place après s'être débattues. Il est remarquable que tous ces papillons appartiennent au groupe des lithosines. La plante possèderait-elle, vraiment, un « moyen de défense » capable d'éviter la visite d'insectes prélevant du pollen ? L'efficacité du moyen est, au moins, douteuse. La défense ne s'adresse, en effet, qu'à un très petit nombre de papillons, de sorte que le prélèvement évité est, en réalité, inappréciable. Bien d'autres insectes, notamment des bourdons, plus vigoureux que les noctuelles, butinent sur les bardanes, et ne s'accrochent pas aux bractées.

Certains animaux, notamment des insectes, jouent le rôle de pièges par un moyen différent. Tandis que les plantes attirent par l'odeur, les insectes attirent par les secousses légères qu'ils déterminent en se posant sur les fleurs. Ces mouvements attirent les larves des coléoptères vésicants — les triongulins — parasites des abeilles solitaires ou sociales, et de certains diptères parasites des araignées.

La très grande majorité des femelles de vésicants pondent dans le sol ou sur les fleurs, et chaque femelle émet plusieurs centaines d'œufs. Quelle que soit leur origine, les triongulins stationnent sur les fleurs ; mais ils ne vivent et ne se développent que s'ils gagnent un nid d'abeille, et d'une abeille bien déterminée. Un petit nombre d'entre eux y parviennent en s'accrochant aux insectes qui butinent sur les fleurs. En butinant, ceux-ci impriment à la fleur de légers mouvements qui attirent les triongulins ; attirés, ils se fixent sur l'insecte, quel que soit cet insecte. Or, les insectes floricoles appartiennent aux groupes les plus divers. Et, d'évidence, l'enchaînement complexe des conditions multiples qui mènent un insecte entraînent souvent les triongulins vers un coléoptère, un diptère, un lépi-

doptère ou un hyménoptère différent des abeilles. Mais ils sont fixés jusqu'à ce que mort s'ensuive. Parfois, le même insecte transporte plusieurs triongulins : j'en ai compté 112 sur un même petit longicorne ; et si ce chiffre extrême n'est pas fréquent, la coexistence de quelques individus n'est pas une exception. On en trouve aussi fixés sur des abeilles solitaires qui ne conviennent pas à leur développement.

Les choses se passent de façon analogue pour les oncodidés, récemment étudiés par J. Millot (1938). Les femelles pondent sur les buissons, et chaque femelle dépose des œufs en grand nombre. Les larves éclosent et, dressées verticalement, se jettent sur toute bestiole qui passe à proximité. Si cette bestiole n'est pas une araignée, prises au piège, ces larves meurent au bout de cinq à six jours.

Au demeurant, pièges mécaniques ou sécrétions visqueuses sont, exclusivement, des facteurs de destruction. Ces destructions sans lutte donnent-elles, au moins, un résultat utile ? Évidemment non : les victimes sont de purs déchets : ce sont des individus tout à fait quelconques, que défavorisent la rencontre de conditions où la valeur propre de l'individu ne joue aucun rôle. Et quant aux survivants, ils représentent le petit nombre de ceux que les circonstances ont favorisés, sans qu'ils aient bénéficié d'une qualité spéciale : ce ne sont ni les meilleurs ni les pires ; eux aussi sont quelconques. En conséquence, les « pièges » ne sauraient passer pour des facteurs de sélection. Ces « pièges » eux-mêmes ne retirent de l'hécatombe aucun avantage ; ils sont incapables de faire obstacle à de véritables agresseurs.

De l'ensemble des faits ressort cette notion fondamentale que le régime alimentaire d'un organisme dépend des attractions qu'il subit, mais que ces attractions sont, en principe, quelconques : indifférentes, nuisibles, voire favorables. En ce dernier cas, l'organisme attiré prend figure d'agresseur. Il faut alors soigneusement distinguer l'agresseur qui supprime sa victime de celui qui se borne à un prélèvement partiel. L'importance de la distinction ne saurait nous échapper.

## 4. — Les prélèvements partiels.

Les agresseurs de ce genre sont infiniment nombreux. Le prélèvement qu'ils opèrent ne supprime qu'une partie de la victime. Celle-ci continue de vivre et de faire souche.

A cet ordre de faits appartiennent, avant tout, l'immense majorité des phytophages. L'herbivore n'arrache pas l'herbe, il la coupe plus ou moins près du sol. La plante conserve son activité, elle ne cesse de croître et de multiplier. Sans doute s'agit-il d'agresseur et de victime ; mais on ne saurait dire qu'il y ait lutte à un degré quelconque, mise en jeu de moyens spéciaux qui permettent à la plante de se défendre contre l'animal. Nous aurons, d'ailleurs, à examiner ce que valent les prétendus « moyens de défense » attribués aux plantes [1].

A tous égards, au surplus, le cas des herbivores n'est pas un cas particulier, exceptionnel ou non. Le nombre des phytophages qui s'en prennent non seulement aux graminées, mais à bien d'autres plantes, est considérable. Toutes les chenilles, par exemple, se nourrissent de végétaux. Qu'il s'agisse de plantes basses, d'arbrisseaux ou d'arbres, la plante ne perd en général qu'une partie de son appareil foliaire et, sauf attaque massive par de nombreux individus, la perte subie reste sans conséquences graves.

Le résultat n'est pas différent lorsque l'agresseur s'attaque à une autre partie de la plante. Les chenilles qui se nourrissent aux dépens des capitules de composées, de dipsacées, ou autres, ne détruisent jamais qu'un nombre relativement faible de graines. *Myeloïs cribrella*, par exemple, détruit trois ou quatre capitules de chardon, sur un pied qui en produit davantage ; le prélèvement qu'effectue la chenille ne porte pas une atteinte appréciable à la multiplication de la plante. Les faits sont les mêmes quand l'agresseur est une larve de charançon ou de diptère. Ces larves, qui se nourrissent aux dépens du réceptacle d'un seul capitule, parviennent à maturité avant d'avoir détruit toutes les graines.

L'action des chenilles d'*olethreutes oblongana* sur les capitules de la cardère sauvage (fig. 2) est moins nocive encore s'il se peut. Chaque capitule porte un très grand nombre de

(1) Voir p. 67.

graines, et l'unique chenille enfermée dans le capitule n'en consomme guère qu'une vingtaine. Auparavant elle a détruit le tissu médullaire, et cette destruction n'altère ni la croissance du capitule, ni le développement des graines. Le prélèvement n'apporte donc à la plante aucun préjudice appréciable.

Ce qui est vrai pour les plantes attaquées par un agresseur, ne l'est pas moins pour les animaux victimes de certains prédateurs ou parasites. Sangsues, puces, moustiques, hématophages en général, ixodes et divers acariens, prélèvent sur leur victime une petite quantité de sang ou de débris épithéliaux. Certains d'entre eux vivent à demeure, séjournent tout au moins un certain temps sur leur victime. Sans doute les prélèvements qu'ils pratiquent provoquent quelque désagrément ; mais ces prélèvements ne déterminent par eux-mêmes aucun désordre, bien que la victime ne possède pas le moyen d'éviter l'attaque. Evidemment, l'attaque provoque une réaction, mais à ce moment l'agresseur a fait son prélèvement : la « défense », tardive, est sans effet utile.

D'autres agresseurs se comportent d'une manière un peu différente, pour un résultat comparable, et sans provoquer le moindre mouvement de « défense ». Ainsi, les demodex qui habitent les follicules pileux de l'Homme et de divers mammifères s'alimentent aux dépens de la sécrétion des glandes sébacées. A de très rares exceptions près, leur présence ne procure aucune gêne et passe souvent inaperçue.

En d'autres circonstances les choses se passent de manière analogue, comme si l'agresseur n'enlevait à sa victime que son superflu. Et c'est peut-être ce qui advient dans le cas d'un très grand nombre de galles : la piqûre de l'insecte et le développement de l'œuf activent la nutrition de la plante ; et la faible quantité de substance que prélève la larve n'enlève pas le léger bénéfice que la plante en peut retirer. Remarquons, au surplus, qu'un même arbre, tel un chêne, porte souvent un très grand nombre de galles d'hyménoptères, sans que sa végétation ou sa fructification en souffre de façon visible. De même en est-il des saules dont les feuilles portent fréquemment, et sans dommage, des galles de Tenthrèdes.

En tout ceci, on n'aperçoit guère de « lutte ». Tout l'effort de l'agresseur consiste à piquer : pareil effort ne

s'appelle lutte qu'en jouant sur les mots. Certes, l'agresseur se nourrit ; mais la victime ne subit aucun dommage appréciable : tous deux persistent, quelles que soient leurs aptitudes particulières (1).

### 5. — L'attaque insidieuse.

La lutte fait également défaut en bien d'autres circonstances où l'agresseur aborde sa victime sans provoquer de réaction, si ce n'est à retardement. Et l'on constate ce résultat singulier d'un organisme vivant aux dépens d'un autre, et le détruit sans effort.

Ce ne sont point là des faits exceptionnels. Bien au contraire, la question se poserait plutôt de savoir si ces faits ne comptent pas parmi les plus fréquents. Constamment, en effet, on néglige l'imposante série des bactéries et des protozoaires qui, entraînés par l'air, par l'eau, par les aliments, introduits par la piqûre d'un prédateur ou se propageant par contact entre les victimes, envahissent un organisme, aux dépens duquel ils se développent. Tous, sans doute, n'exercent pas une action mortelle ; mais tous jouent, incontestablement, le rôle d'agresseur, prélevant leur subsistance aux dépens de leur victime. Faut-il ajouter que tout organisme, plante ou animal, est à la merci de leur attaque ?

Du moins, s'il n'y a pas de réaction défensive capable d'empêcher l'invasion, n'y aurait-il pas une réaction capable de l'enrayer, ce qui serait tout de même une forme de « lutte » ?

Envisagée de ce biais, la question mérite examen. Leur mode d'invasion étant donné, ces parasites, répartis au gré d'incidences variées, tombent ou non sur un milieu favorable. Ce milieu ne se défend pas plus que le sol arable ou le rocher sur lequel le vent dépose des graines : celles-ci trouvent ou ne trouvent pas les conditions indispensables à leur germination. Et, à cet égard, une première remarque s'offre à nous. Elle a trait au nombre considérable d'indi-

(1) Certains agresseurs, tels que les moustiques et les puces, sont nocifs et particulièrement dangereux, parce qu'ils inoculent parfois des germes infectieux. Mais loin de jouer un rôle utile pour l'attaque ou la défense, ces germes vivent aux dépens de ceux qui les portent.

vidus qui n'atteignent jamais un milieu qui leur convienne. Ces individus sont, évidemment, très divers, les uns plus résistants peut-être que d'autres, mais tous indistinctement voués à une mort certaine : aucune sélection n'entre en ligne de compte du côtée des agresseurs. C'est, à coup sûr, une minorité, composée d'individus aux aptitudes diverses, qui rencontrera un ensemble de conditions plus ou moins satisfaisantes. Et par là il faut entendre un « terrain » susceptible de fournir les éléments permettant de vivre et de se développer. Du même coup, nous voici ramenés à la notion essentielle, la notion du « régime alimentaire », notion complexe que nous retrouverons sans cesse devant nous. Tout organisme, quel qu'il soit, a un régime alimentaire, plus ou moins strict, mais toujours limité.

Dire que le fait, pour un hôte, de fournir un régime insuffisant revient à opposer un moyen de défense serait, évidemment, un pur abus de langage. La vraie question est de savoir si un organisme « réceptif », envahi sans résistance, se « défendra » utilement une fois envahi. A cet égard, plusieurs biologistes et médecins répondent volontiers par l'affirmative. Ils envisagent, de la part de l'organisme envahi, des « réactions » qui auraient pour effet de neutraliser ou de limiter l'action nocive du parasite. Dans un certain nombre de cas, dans le cas notamment d'invasion bactérienne, le développement du parasite s'arrête. Les faits d'observation quotidienne banale montrent que si l'invasion parasitaire ne se prolonge pas et ne provoque pas toujours la mort de l'organisme envahi, cela dépend plutôt de l'activité même du parasite que de la capacité « défensive » de l'organisme envahi. N'oublions pas, en effet, que cet organisme est exactement un milieu de culture. Or, dans un tel milieu, le parasite se développe, au début, de la meilleure façon ; mais un moment vient, plus ou moins vite au gré des cas particuliers, où le développement se ralentit et finalement cesse. Il ne continue que si l'on a soin de « renouveler » le milieu, Or, tandis que certains parasites étendent leur invasion, de telle sorte que tout se passe comme si le milieu nutritif était renouvelé, d'autres épuisent leur milieu et cessent de se développer. L'organisme envahi s'est-il « défendu » ? plus simplement le parasite n'a pas, par lui-même, les moyens de s'étendre, il épuise la région où il s'est développé et disparaît : l'orga-

nisme envahi a bénéficié des conditions de vie de son agresseur.

Cependant, en pareil cas et en certains autres, on invoque l'action des *leucocytes*, ces éléments du sang qui, émigrant des vaisseaux dans les tissus, viendraient à la rencontre du parasite et le détruiraient : l'organisme envahi aurait donc un moyen de défense active. Cette interprétation du rôle des leucocytes ne correspond pas exactement aux faits. Il est vrai que des leucocytes circulent dans les tissus, englobent des corps étrangers et souvent les digèrent : ce sont des *phagocytes*. Le tout est de préciser le rôle exact de la phagocytose. L'erreur consiste à prétendre, avec Metchnikoff, que les leucocytes attaquent les parasites *vivants*, et tout spécialement les bactéries. En réalité le phagocyte n'englobe guère que des corps étrangers morts, microbes ou déchets quelconques : ces phagocytes sont avant tout des nécrophages, n'exerçant en aucune manière un rôle de « défense ». Au moment où le phagocyte l'enveloppe, le parasite a cessé de vivre et, par conséquent, de nuire. Il meurt en raison de son activité même, qui transforme le milieu dans lequel il se développe. Notamment il provoque une réaction de son hôte, réaction qui se traduit de diverses manières, en particulier par une élévation de la température.

L'invasion parasitaire détermine souvent, en effet, une fièvre plus ou moins intense. Faut-il admettre, suivant l'opinion courante, que cette fièvre manifeste justement la « lutte » que l'organisme entreprend contre son agresseur ? Pareille opinion ne résiste pas à l'analyse des phénomènes Cette analyse conduit à une opinion assez différente. Elle montre que la fièvre dépend étroitement de l'introduction, dans le milieu intérieur de l'hôte, des produits de sécrétion émis par le parasite et sous son influence. Suivant toute vraisemblance, ces produits exercent une action catalytique d'intensité variable, qui modifie le sens et la valeur des réactions chimiques de l'organisme. Une production de chaleur en résulte, supérieure à la moyenne habituelle. Le parasite supporte-t-il cette élévation de la température de l'hôte ? de toutes façons, celui-ci en subit constamment des conséquences fâcheuses. Mortelle si elle atteint et dépasse un certain degré — variable suivant les espèces —, la fièvre détermine toujours une dénutrition accusée et

contribue à provoquer la dégénérescence des tissus. Elle entraîne donc une variation pathologique, parfois définitive, constamment dénuée de toute valeur protectrice, constamment nuisible à l'individu qui en est le siège.

Objectera-t-on qu'une réaction antitoxique provoque, de son côté, une variation durable, et telle que l'individu devient, pour un temps, réfractaire à une nouvelle atteinte ? Sans doute ; mais l'immunité ainsi acquise n'est pas une conséquence nécessaire de l'invasion parasitaire. Bien des maladies, telle la grippe, récidivent indéfiniment sans la moindre atténuation, parfois avec aggravation. Pire encore : l'immunité ne s'installe jamais sans être précédée d'un état qui, loin de rendre l'organisme réfractaire, le rend particulièrement sensible aux sécrétions toxiques. Parfois cette période d'*anaphylaxie* persiste longtemps, voire indéfiniment, de sorte que l'organisme acquiert, au lieu de l'immunité, une extrême vulnérabilité.

A lui seul, le phénomène anaphylactique enlève toute valeur aux interprétation suivant lesquelles les réactions provoquées par l'invasion microbienne seraient des « réactions de défense ». Aucune explication valable n'en est fournie.

L'examen critique, mais impartial, des faits conduit à admettre que les conséquences de l'action bactérienne changent suivant les cas particuliers. Indifférentes ou nuisibles, ces conséquences donnent parfois l'illusion de l'utilité ; ce n'est alors qu'une illusion : l'immunité ne s'acquiert qu'au prix d'une maladie grave, laissant souvent après elle des lésions indélébiles. Cette face de la question échappe d'ordinaire aux auteurs qui font état des « fonctions de défense » ; elle n'est cependant pas la moins importante.

Au demeurant, rien ne s'oppose à l'invasion insidieuse d'un agresseur. Souvent au contraire, loin de jouer un rôle de défense immédiate ou de préservation lointaine, les réactions de l'organisme envahi aggravent les effets de l'attaque qu'il subit.

Au surplus, il convient d'insister sur le fait que les manifestations d'une invasion de micro-organismes ne ressemblent en rien à une « lutte », même prise dans un sens métaphorique. La résistance d'une victime dépend de contingences diverses où la « sélection » ne joue aucun rôle. En fait rien ne permet de savoir si ceux qui suc-

combent, aussi bien que ceux qui survivent, sont ou non les plus aptes.

Les faits sont particulièrement caractéristiques avec les parasites des insectes.

La pénétration de parasites dans les tissus animaux a parfois pour conséquence la formation d'une véritable galle autour de ce parasite. Ainsi enkysté, celui-ci se trouve isolé de son hôte et mis, semble-t-il, hors d'état de nuire.

Certes, le processus d'enkystement a toutes les apparence d'un moyen de protection. A bien examiner, cependant, l'ensemble des faits on éprouve plus que des doutes sur son efficacité défensive. On constate, tout d'abord, qu'un corps étranger quelconque détermine autour de lui la formation d'une membrane aux dépens des tissus placés à son contact immédiat : c'est une réaction banale de l'organisme animal ; la nature du corps étranger compte peu, seule importe sa mobilité ; les déplacements font obstacle à la production d'un kyste : celui-ci ne se forme qu'autour d'un parasite inactif ou peu actif.

Ce parasite est souvent un embryon, parfois une larve en période de mue. Souvent aussi, c'est un individu malade, dont le dépérissement ne dépend nullement des réactions de l'hôte. Au même titre que les êtres libres, en effet, les parasites ne rencontrent pas toujours les conditions favorables à leur développement. Cela ne signifie pas que l'hôte se « défend », ni que le milieu extérieur se « défend », mais que, pour des raisons contingentes, les échanges du parasite s'effectuent mal ; il cesse de se développer, tandis qu'un voisin, placé dans des conditions en apparence très comparables, continue de croître.

De toutes façons, le résultat de l'enkystement diffère suivant l'état de l'individu emprisonné. Le parasite malade mourra dans le kyste, et rien n'autorise à invoquer un « effet défensif ». L'individu sain, au contraire, ne subira aucun dommage appréciable. Un moment vient où il rompt la paroi du kyste, en dévore même les éléments, et dévore ensuite les tissus mêmes de son hôte. P. Marchal a cité des faits précis, à propos d'un Hyménoptère parasite d'une cécidomye. Après lui, Keilin en a signalé de nouveaux, relatifs à des larves du diptère parasite d'un ver de terre (1).

(1) Voir p. 29 et 30.

Autour de ces divers agresseurs se constitue un enveloppement, sans valeur défensive pour l'hôte, comme sans utilité pour le parasite. Un phénomène très analogue se produit chez les plantes, et nous l'examinerons plus loin. Il suffit, pour l'instant, de noter que les kystes ne répondent pas à la conception des « moyens de défense » nécessités par la « lutte universelle » ; elles ne sont pas une réaction compensatrice d'« attaques insidieuses ».

Le plus souvent il s'agit d'agresseurs qui, sans provoquer aucune manifestation défensive, déposent leurs œufs dans le corps d'un hôte ; et la larve se développe, sans que l'hôte réagisse.

Le procédé le plus remarquable est celui de certains Diptères du groupe des tachinaires, qui pondent simplement sur les plantes. Mais ces œufs ne se développent que s'ils sont avalés par un phytophage, notamment une chenille. Ainsi procèdent, par exemple, *Strumia bella*, *Zenilla roseana*, et d'autres encore. L'œuf pénètre de façon passive ; il éclôt et la larve se développe, tandis que la chenille elle-même continue de se nourrir et de croître, sans réagir d'aucune manière, jusqu'au moment où le parasite la dévore entièrement, puis se transforme en insecte parfait. En revanche, ce singulier mode d'agression implique, du côté de l'agresseur, des pertes considérables, car un grand nombre d'œufs ainsi déposés sont voués à la mort. Et de ceux que les conditions infiniment diverses des rencontres auront introduits dans une victime, on ne saurait rien dire touchant leurs qualités propres.

Le procédé de divers hyménoptères limite, au contraire, les pertes tout en évitant le moindre conflit. Plusieurs chalcidiens (*encyrtus fuscicollis*, *tetrastichus*, etc.), des Proctotrypides, tel que *inistema piricola*, introduisent l'œuf dans l'œuf même d'un hôte déterminé (fig. 6) ; et tandis que celui-ci se développe normalement, celui-là se développe lentement jusqu'au moment où il dévore entièrement son hôte.

D'autres insectes introduisent leurs œufs dans les sacs ovigères ou équivalents. C'est ainsi qu'un hyménoptère chalcidien, *archenomus bivalens*, observé par Marchal, installe sa ponte dans le corps d'une cochenille (*aspidiatus*) au moment où, venant de se fixer, elle n'est plus qu'une masse d'œufs incapable de toute réaction.

Un hyménoptère proctotrypide, *Riela manticida*, procède de façon différente, et particulièrement significative. La femelle se pose sur une mante religieuse, à un moment quelconque ; quand le contact s'établit au niveau de l'abdomen, il provoque de faibles réactions : mouvements de l'une ou l'autre des pattes, mouvements rapides, mais sans violence. Ainsi déplacé, sans direction précise, l'hyménoptère finit par aboutir au niveau de l'insertion

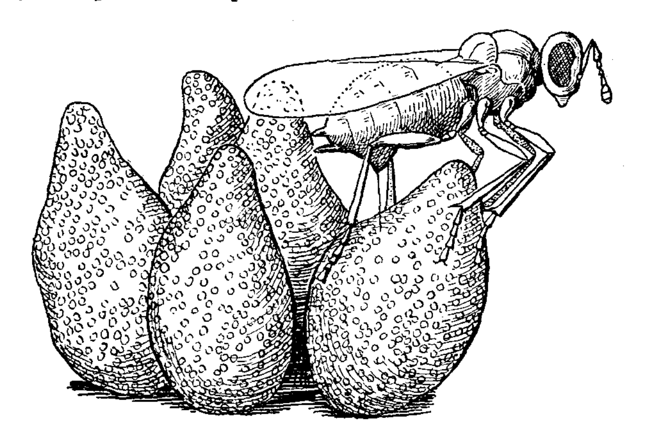


Fig. 6. — Femelle d'un hyménoptère chalcidien (*tetrastichus xanthomelenæ*) pondant dans un œuf de galéruque de l'orme.
(*D'après Marchal.*)

des ailes ou des élytres. Là, il s'installe à demeure, solidement accroché, sans provoquer la moindre réaction de la mante. Celle-ci va et vient normalement, pendant plusieurs jours. Mais au moment où elle commence à pondre ses œufs mêlés à une sécrétion pâteuse, la *Riela* descend tout le long de l'abdomen, s'installe au niveau de l'oviducte, pond elle aussi ses œufs dans la spume, où ils se mélangent à ceux de l'Orthoptère. La ponte terminée, la spume durcit et constitue une Oothèque. Et quand écloront les larves de *Riela*, elles trouveront à leur portée les œufs de la mante, qui seront pour elles une proie sans défense.

L'attaque insidieuse s'effectue d'une façon différente, mais avec le même résultat, dans le cas de la Mantispe. La femelle de ce névroptère fixe ses œufs sur un substrat et les larves éclosent à l'air libre. Elles ne se développent que si elles rencontrent une araignée du groupe des lycoses trainant son sac ovigère. Sans provoquer la moindre réaction de la lycose, la larve de mantispe s'accroche à ce sac, pénètre à l'intérieur et suce les araignées frais écloses. Elle ne livre aucun combat, sauf dans le cas où le sac renferme déjà une autre larve de mantispe : alors s'élève une compétition entre individus de même espèce avec toutes les particularités et toutes les conséquences que nous connaissons.

Parfois, l'attaque insidieuse prend une autre forme. Ce n'est pas l'introduction d'un œuf à l'intérieur de la victime, ou son dépôt dans son voisinage immédiat, mais simplement sur les téguments de la victime. Une fois éclose la larve s'introduit à l'intérieur de l'hôte. C'est, par exemple, le cas de *meigenia floralis*, cette tachinaire qui pond sur les larves des Criocères de l'asperge. Celles-ci font preuve d'une tolérance vraiment surprenante : le contact de la mouche qui pond, ou de l'œuf déposé, ne produit aucun mouvement marqué. De même, ou de manière très analogue, procèdent d'autres agresseurs. Les mutilles, observées par Maneval (1937) s'introduisent dans les galeries des nids de petits Hyménoptères prédateurs, transpercent le cocon dans lequel s'enferme la larve ; sur la face ventrale de celle-ci elles déposent un œuf. A ce moment, la victime immobile est incapable de toute réaction ; elle servira sans défense à l'alimentation de la larve de mutille.

Plusieurs hyménoptères chalcidiens fixent aussi leurs œufs sur des nymphes, enfermées ou non dans un cocon, ou sur une larve aux approches de la nymphose. Parfois la victime s'agite au contact de l'agresseur, agitation convulsive, n'ayant rien de commun avec une réaction défensive ; elle reste d'ailleurs sans effet.

Il en va de même quand un agresseur transperce sa victime. C'est ainsi qu'un ichneumonide, *pimpla instigator*, introduit son œuf dans une chrysalide, en dépit des mouvements que provoque la piqûre. C'est ainsi, encore, qu'un chalcidien, *apanteles glomeratus*, s'en prend à une chenille au moment même de son éclosion, ou dans le cours des

deux jours suivants. A l'ordinaire, comme l'a constaté Picard, la victime reste passive.

L'attaque insidieuse se présente encore de telle sorte que tout se passe comme si la victime éventuelle, loin d'opposer la moindre défense, portait aide à l'agresseur. Tel est notamment le cas des Vésicants (Cantharides, méloés, etc.). Que, suivant les espèces, la femelle ponde sur les plantes ou dans le sol, les larves (triongulins) stationnent sur les fleurs, ne se nourrissent pas ou se nourrissent à peine. Très sensibles, nous l'avons vu, aux vibrations mécaniques, elles s'accrochent solidement à tout insecte qui, se posant dans leur voisinage, provoque un ébranlement. Parfois, cet insecte est une abeille solitaire. Quand celle-ci revient à son nid, le triongulin se laisse choir dans une cellule renfermant un œuf, ou une larve, avec une provision de miel. Sans aucun effort et sans risque d'opposition, le triongulin tue la larve d'abeille et se développe en absorbant le miel.

Faut-il rappeler que les oncodidés se comportent de façon assez comparable ? De l'œuf sort une larve libre, toute bestiole qui passe l'attire. Quand c'est une araignée, l'oncodes s'agrippe, perce le tégument et pénètre dans l'intérieur. Sans doute observe-t-on, du côté de l'araignée, une vague réaction de grattage ; quand elle se produit, peu active et non dirigée, elle n'a aucune chance d'atteindre son agresseur.

A la lumière de ces quelques exemples, l'attaque insidieuse se présente comme un mode d'agression d'une très grande fréquence ; elle exclut tout combat, ou le réduit à une sorte de simulacre dont il n'y a pas lieu de tenir compte. La série des agressions, que l'on pourrait dire « pacifiques », échappe donc au système de la « lutte universelle ».

Donne-t-elle prise, tout au moins, à un effet de « sélection naturelle » ? Or, en la circonstance, la sélection n'aurait lieu qu'entre des agresseurs de même espèce, lorsque les circonstances amènent sur la même victime plusieurs œufs ou plusieurs larves. D'évidence, ces rencontres ne sont pas rares. Mais alors elles appartiennent aux faits que nous avons précédemment examinés. Les conditions sont telles que les aptitudes personnelles n'ont guère

l'occasion de se manifester. Ce n'est forcément ni le plus habile ni le plus fort : celui qui l'emporte est, à ce point de vue, un individu évidemment quelconque, favorisé par son âge, par la place relative qu'il occupe ou par toute autre circonstance.

En outre, on aperçoit clairement le nombre immense des individus qui disparaissent simplement parce que, déposés ou abandonnés loin de l'hôte favorable, ils n'ont aucun moyen de vivre. Tels, par exemple, les triongulins entraînés par un insecte qui les transportera, sans les conduire jamais dans un nid d'abeille : et le fait est fréquent. Telles les larves d'oncodes s'accrochant à des bestioles qui n'ont rien de commun avec une araignée.

Que sont ces individus ainsi perdus à tout jamais ? Tous assurément ne sont pas des médiocres. Les meilleurs, s'il en existe, disparaissent comme les pires, aucun ne possédant de moyens de résistance.

# CHAPITRE III

# ARMES, CUIRASSES ET SÉCRÉTIONS DIVERSES

Prélèvements partiels et attaques insidieuses, jouent un rôle essentiel dans le comportement alimentaire où la « lutte » n'intervient pratiquement pas. Ne faut-il pas rappeler que la plupart des végétaux tirent leur subsistance de matières inertes sans éprouver jamais la moindre résistance ?

Parfois, cependant, l'agression prend la forme violente : la victime résiste, de façon active ou passive. A cet égard, les naturalistes admettent, avec Darwin, que la victime possède et utilise, outre sa force propre, des « moyens de protection ou de défense ». La liste en est à la fois longue et variée. Il convient d'examiner ce que sont ces « défenses » et leur exacte signification. Le rôle attribué à certaines dispositions morphologiques ou à certains modes de fonctionnement répond-il à la réalité ? n'est-il, au contraire, que le fruit d'une imagination mal contrôlée par l'examen critique des faits ?

## 1. — Coquilles et carapaces.

En réalité, quand un organisme subit une attraction, les faits prouvent que les « défenses » les plus solides en apparence, comme aussi les plus redoutables, ne sont pas forcément un obstacle. Les coquilles des Mollusques gastéropodes, les valves hermétiquement closes des lamelli-

branches ne paraissent-elles pas de nature à décourager toute attaque ? Or, il n'en est rien. Les mâchoires puissantes et les dents acérées de certains poissons sélaciens, par exemple, broient les coquilles et avalent tout. Le hérisson procède de manière analogue avec les escargots ; les lézards mangent les petits gastéropodes terrestres. On dit même que le loup, en période de disette, se contente de colimaçons ; le sanglier commun, de façon plus courante, en fait également sa pâture. Plusieurs oiseaux, notamment les oiseaux aquatiques, capturent les mollusques marins et d'eau douce, etc. Non plus, il ne faut oublier tous les parasites qui s'insinuent dans l'intimité même des victimes.

Pensera-t-on qu'il s'agit du jeu de la force brutale ? mais alors ne faudrait-il pas conclure que les « perfectionnements » de la défense sont neutralisés par les « perfectionnements » de l'attaque ? Ne nous trouvons-nous pas en présence de faits précis qui obligent à dire qu'en attribuant à ces coquilles un rôle de « défense » ou de « protection » nous formulons une pure hypothèse ?

Sans doute objectera-t-on que si les coquilles ne résistent pas à l'action de prédateurs puissants, elles résistent à celle d'un certain nombre d'autres, et que cela suffit pour sauver les diverses espèces. En réalité, la force brutale n'est qu'un élément de la question. Bien d'autres faits prouvent que la coquille des mollusques, les valves des balanes ne sont qu'une protection illusoire. De nombreux gastéropodes marins, *murex*, *nassa*, *natica*, *purpura*, *ricinula*, *trephon*, *ocinebra*, etc. traversent la coquille des mollusques et les valves des balanes : ils les taraudent au moyen de leur radula faisant office de lime circulaire.

De leurs côté, divers crabes, brisant avec leurs pinces le bord des coquilles des huîtres, des moules et autres lamellibranches, atteignent l'animal. Ce n'est pas tout : les étoiles de mer font une consommation fort importante de moules, de peignes, etc. Entourant ses proies avec ses bras, l'astérie exerce une traction sur les valves et les écarte légèrement l'une de l'autre. Dans l'entrebaillement l'astérie introduit son estomac largement dévaginé : le mollusque est rapidement tué, puis digéré. Notons aussi que les algues marines perforantes envahissent la substance même des coquilles. Certaines les perforent de part en part ; toutes s'insinuent dans le calcaire et le rendent extrême-

ment fragile : toute réaction défensive des victimes est impossible.

Les grands lamellibranches d'eau douce, unios et anodontes, sont également impuissants contre l'agression d'un rongeur, le Surmulot, et d'un poisson, la Bouvière commune (*rhodeus amarus*). Avec ses dents, le surmulot pratique dans la coquille un large orifice, et atteint aisément le corps du mollusque.

Quant à la bouvière, elle introduit son oviducte entre les valves des unios, et dépose des œufs qui se fixent et se développent sur les branchies. Or, si la situation des œufs favorise leur développement, elle ne facilite sûrement pas la nutrition du lamellibranche.

Et, d'une façon plus générale, notons que tout lamellibranche tient habituellement ses valves entrebaillées. Par cet entrebaillement l'eau apporte sans doute l'oxygène dissous et des aliments, mais aussi les parasites susceptibles de vivre aux dépens de ces mollusques.

Ce n'est pas tout encore. La coquille des mollusques gastéropodes et lamellibranches correspond à la période où l'animal repose sur le fond et se déplace peu. Durant sa période larvaire, il nage en surface. Il devient alors la proie de tous les animaux qui vivent du plancton (1), et en font une destruction massive. Comment ne pas remarquer que ces larves n'ont aucun moyen de résister au courant qui les entraîne vers un Poisson ou tout autre animal vivant en surface ?

Ce qui se passe pour les mollusques trouve son correspondant pour les crustacés. Sans parler des petits crustacés, daphnies, cyclops et tant d'autres qui nagent en pleine eau ou stationnent sur les Algues et sont automatiquement avalés par les poissons, il suffit de considérer les gros crustacés décapodes, crabes, homards, langoustes dont le tégument forme une carapace épaisse, paraissant capable de résister à de fortes attaques. Or, non seulement rien ne met ces animaux à l'abri des parasites, de la sacculine par exemple, mais rien ne les protège contre divers agresseurs : les pieuvres, très attirées par eux, les capturent et les absorbent, de même que certains oiseaux, tels les Goélands.

(1) On donne le nom de « plancton » à l'ensemble des organismes minuscules qui vivent en surface, ballottés par les mouvements de l'eau.

Et il n'est pas jusqu'à l'écrevisse de nos eaux douces qui ne trouve, dans le campagnol amphibie, un agresseur actif.

En passant en revue tous les groupes, nous trouverions nombre de faits analogues : ceux-ci suffisent amplement.

## 2. — Galles et fourreaux.

On ne doit pas, cependant, passer sous silence d'autres dispositions, également considérées comme moyen de défense : les galles ou cécidies, les fourreaux dont s'entourent divers insectes, fournissent matière à examen, du point de vue qui nous retient ici.

Certaines larves d'insectes, parasites des végétaux, émettent en mangeant une sécrétion qui détermine un afflux de sève. Une croissance localisée s'ensuit, qui devient une tumeur de forme variable. La tumeur s'accroît tout autour de la larve et l'enferme.

Nous verrons que la production d'une galle procure parfois à la plante un bénéfice passager. En fait, lorsqu'elle intéresse les éléments d'une fleur, elle les détruit et porte ainsi une atteinte grave à la reproduction : potentille, lunaire, cardamine et bien d'autres végétaux subissent, de ce chef, des pertes souvent très lourdes et sans aucune compensation. Au demeurant, ni bénéfice léger, ni pertes importantes ou faibles, ne se prêtent au jeu de la sélection naturelle. La question qui se pose, à ce point de vue, intéresse plutôt l'auteur responsable de la galle. Celle-ci, se développant autour de la larve, la protège-t-elle ? C'est ce que pensent beaucoup de naturalistes : à leur dire, les tissus végétaux procureraient la substance alimentaire, tout en plaçant l'animal à l'abri des agresseurs.

Au premier abord, l'interprétation semble correspondre aux faits, Mais il faut éviter de s'abandonner sans contrôle à une première impression. Que l'hypertrophie des tissus végétaux donne aux larves une àlimentation abondante, on aurait tort de le nier. Dans certains cas, sans doute, la galle semble ne fournir que la ration nécessaire et suffisante, telle la galle que *pontania proxima*, hyménoptère du groupe des Tenthrèdes, provoque sur les feuilles de saule : au

moment où la larve atteint sa maturité, la galle entièrement évidée est réduite à un très mince épiderme. En revanche, la galle sphérique que les cynips déterminent sur les bourgeons de chêne atteint un volume considérable : or, le diamètre de la galle atteignant 3,5 cm ou 4 cm, la larve en occupe seulement la loge centrale mesurant de 3 à 4 millimètres (fig. 7). Ce tissu exubérant opposerait-il un rempart solide à tout agresseur? il n'est cependant pas impénétrable : dans son épaisseur, en effet, on rencontre souvent d'autres larves qui exploitent à leur profit la substance de la galle, sans porter préjudice au cynips lui-même. Mais si ces larves cécidophages paraissent être, et sont sans danger pour l'auteur même de l'excroissance, d'autres agresseurs suppriment les deux à la fois : mésanges bleues, faisans, pinsons, bouvreuils, et bien d'autres oiseaux recherchent la larve incluse dans la galle. J. Cotte, notamment, a assisté aux manœuvres d'une mésange bleue cueillant des larves d'hyménoptères et de diptères enfermées dans des galles développées sur les feuilles du chêne-liège. Des mammifères phytophages, tel l'écureuil, s'en prennent aussi aux cécidies et, du même coup, suppriment l'insecte.

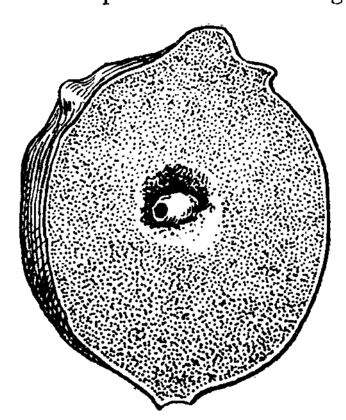


Fig. 7. — Galle de chêne provoquée par un cynips. Au centre, le cocon de l'hyménoptère.

(*D'après nature.*)

Il va de soi que les nombreuses chenilles qui s'enveloppent dans une feuille roulée ne se trouvent pas davantage protégées. Les moineaux, et tous les cécidophages, les découvrent. L. Chopard, notamment, a signalé l'activité d'une musaraigne captant des chenilles dissimulées dans un rouleau de feuilles. Au surplus, certaines larves gallicoles traversent une période de vie libre et restent sans « défense ». Ainsi la cecidomyie de la spirée éclot, et demeure à nu sur les feuilles pendant que la prolifération végétale

s'accroît autour d'elle (Marchal 1906). Inversement, le charançon des noisettes abandonne le fruit au moment de la métamorphose et s'enfouit dans le sol.

Tous ces faits suggèrent plus que des doutes sur la validité de l'interprétation qui consiste à représenter les galles et leurs analogues comme un avantage favorisant un certain nombre d'espèces. D'autres faits s'ajoutent qui ruinent, de façon décisive, cette interprétation.

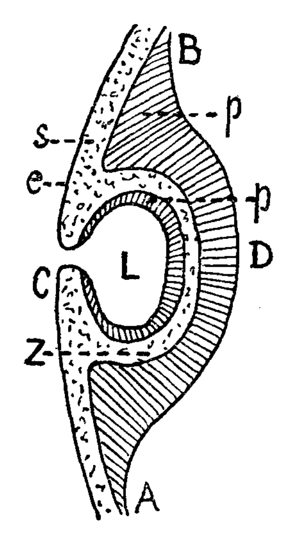



Fig. 8. — Coupe dans une galle de charançon des noisettes.

AB : grand diamètre, 10 mm environ. — L : cavité larvaire. — C : orifice d'introduction de l'œuf. — *e* : épiderme. — S : péricarpe sclérifié. — Z : zone scléreuse du dôme gallaire. — *p* : revêtement spongieux.

(*D'après l'abbé Pierre.*)

Les premiers en date sont ceux de A. Giard (1893) et de Molliard (1904) relatifs aux galles *facultatives*. Giard a montré que la génération printanière d'une cécidomye (*drisina glutinosa*) détermine un *galloïde* sur les feuilles tendres de l'érable, tandis que la génération d'été ne provoque aucune réaction des feuilles sclérifiées. Cette génération serait-elle moins bien « protégée » et moins bien nourrie que la précédente ? Celle-ci jouirait-elle d'un avantage dont ne jouirait pas celle-là ? Evidemment non, puisque la génération de printemps procède de la génération d'été, et inversement.

Le fait mis en évidence par Molliard est plus saisissant encore : un *dorytomus*, insecte coléoptère, détermine une galle sur les chatons de saule, mais il ne la détermine que lorsque le *dorytomus* pond assez tôt, ou lorsque la végétation du Saule est suffisamment tardive pour que les larves se trouvent en présence de tissus jeunes. La coïncidence n'aurait peut-être pas lieu tous les ans, ni dans toutes les régions. Dès lors, on peut douter que le *dorytomus* retire

avantage de la « protection » que lui apporte une galle occasionnelle.

Ainsi, agresseurs cécidophages et galles facultatives conduisent droit à dire que les galles ne confèrent aux gallicoles aucun avantage véritable — nourriture ou protection — conservé ou amélioré par la sélection. Or, à ces faits par eux-mêmes démonstratifs, un autre s'ajoute qui ne laisse place à une discussion sérieuse. Ne suffirait-il pas, en effet, de montrer une cécidie qui n'ajoute rien ni à l'éventuelle protection, ni à l'alimentation ? J'ai justement découvert (1913) pareille formation à l'*intérieur* des noisettes. Cette *cryptocécidie* (fig. 8) se développe donc dans une coque à parois épaisses et résistantes. Provoquée par une larve de charançon, la cryptocécidie n'a d'autre particularité que sa situation dissimulée. En outre, elle est, elle aussi, facultative. A mesure que son volume augmente, elle entre de plus en plus en contact avec l'amande qui se développe de son côté. A l'accroissement de la galle correspond une réduction de l'amande (fig. 9). Tout se passe comme si s'établissait un balancement entre la galle et le fruit. D'évidence, cette galle ne joue aucun rôle protecteur, elle n'ajoute rien aux parois épaisses et résistantes de la noisette ; et en tant qu'aliment, elle se substitue simplement au fruit, que la larve entame fréquemment. Au surplus, en l'absence de galle, la larve n'a d'autre ressource alimentaire que ce fruit même, qu'elle dévore intégralement, ou presque.

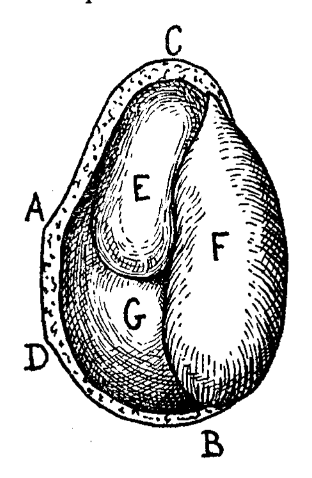



FIG. 9. — Noisette renfermant deux amandes E et F, et une galle G, très développée.

(*D'après l'abbé Pierre.*)

Ainsi, galles facultatives et cryptocécidies mettent en pleine lumière la signification exacte des galles : ce ne sont que des proliférations provoquées par la sécrétion de certaines larves ; elles enveloppent ces larves, qui les

subissent sans en tirer vraiment profit. Même il y a lieu d'admettre qu'elles en sont parfois victimes. Ces productions ne sauraient donc donner prise à un travail de sélection, puisque, dans leur plus complet développement, elles n'apportent aucun avantage.

Le coup ainsi porté à la théorie des moyens de défense a suscité de curieuses réactions. Elles ne sont pas venues du côté darwinien, cependant directement touché, mais du côté finaliste, comme pour souligner l'étroite parenté des deux points de vue. Dès l'apparition de la note signalant et commentant l'existence d'une cryptocécidie, l'abbé Pierre (1), tout en confirmant la découverte, tenta d'en réduire l'intérêt quant à la signification biologique des galles. La discussion mérite de nous retenir, en raison du parallélisme des arguments finalistes et darwiniens. La contradiction consiste à tenter de montrer l'utilité de la galle, en dépit de son absence de rôle protecteur : la cryptocécidie empêcherait la larve de dévorer l'amande, jouant ainsi vis-à-vis d'elle un rôle défensif. La preuve en serait que l'amande a le temps de se développer, et même qu'il peut s'en développer deux. Ayant dévoré la galle, la larve n'entamerait le fruit qu'à titre de complément de nourriture.

L'argument est spécieux ; mais il néglige un fait essentiel : la galle se développe incontestablement aux dépens de l'amande. Sans doute constate-t-on parfois l'existence de deux amandes ; mais ces deux morceaux réunis valent à peine les deux tiers d'une amande de volume moyen. En outre, et d'une façon constante, la larve entame l'amande, lui enlevant ainsi toute valeur germinative ; une fois la larve sortie, les tissus se dessèchent ou rancissent. L'argument ne résiste pas aux faits.

Le suivant ne vaut pas mieux : la galle protégerait l'insecte en l'empêchant d'être écrasé par l'amande en voie de croissance. L'assertion repose sur l'hypothèse que la larve ne pourrait vivre « dans des conditions de contact immédiat avec l'amande en voie de maturation » : assertion sans valeur, car rien n'indique qu'en l'absence de la cécidie la larve serait écrasée. Or, la cécidie manque souvent ; et lorsqu'elle manque, la larve, loin d'être écrasée, dévore l'amande. Et s'il est vrai que la cécidie ne se forme pas

(1) *Revue Scientifique du Bourbonnais*, 1914.

quand le charançon introduit son œuf dans une noisette à développement avancé, il est également vrai que, dans ces conditions, la larve ne subit aucun dommage. D'ailleurs, la croissance de l'amande et celle de la galle sont corrélatives ; elles se moulent l'une sur l'autre ; et tout indique que la première se forme aux dépens des matériaux qu'utilise indirectement la seconde. En définitive, affirmer que la cécidie protège l'insecte contre l'amande est contraire aux faits.

Enfin, troisième argument, la cryptocécidie constituerait pour la larve la nourriture la meilleure ; l'amande ne serait qu'un pis aller. La preuve en serait que « la larve n'attaque l'amande que sur la fin de son évolution, qu'elle n'en mange qu'une partie ». C'est bien ainsi que les chose se passent. Mais comment se passeraient-elles autrement ? Comment, enfermée dans la galle, la larve mangerait-elle l'amande ? Elle ne le fera qu'une fois la galle consommée, et ne saurait procéder autrement : mais cela ne prouve vraiment pas que la substance de la cécidie soit une nourriture meilleure que celle de l'amande. Du reste, quand les conditions sont telles que le charançon pond tardivement, la larve n'a d'autre nourriture que l'amande ; elle ne se développe pas moins. et de façon normale. En toute vérité, on doit conclure que les deux substances, constituées par les mêmes matériaux, fournissent une nourriture équivalente : dire que l'amande n'est qu'un pis aller est une affirmation purement arbitraire. La ponte tardive n'est pas un accident. Elle résulte nécessairement d'influences diverses : d'une part la précocité des noisetiers, dépendant de conditions climatériques locales, et du genre de vie des charançons. La ponte d'une femelle s'échelonne sur plusieurs jours ; et comme l'éclosion des femelles se répartit sur une durée de trois à quatre semaines, la ponte se prolonge, pendant le même laps de temps. Par suite, toutes les conditions sont réunies pour que les dernières pontes s'effectuent dans des noisettes à péricarpe sclérifié, incapables de produire une galle. Les larves issues de ces pontes tardives se développent normalement, j'ai pu le constater ; et rien n'autorise à supposer qu'elles aboutissent à un imago mal venu.

Ainsi, l'argumentation [1] tendant à transformer en

[1] Je néglige certains arguments touchant à la casuistique, tel que la distinction entre « défendre » et « tendant à défendre ».

un moyen de défense ou de protection des dispositions morphologiques qui ont une toute autre signification fait ressortir la puissance de l'idée préconçue, dès qu'il s'agit de sauver la finalité ou la sélection naturelle. La larve qui vit et se développe en l'absence de galle n'est pas plus la moins apte que n'est la plus apte celle qui vit dans une galle.

Peut-on étendre la conclusion de l'étude des galles aux fourreaux et aux feuilles roulées dans lesquels vivent diverses chenilles et d'autres larves ? L'affirmative ne fait aucun doute. Oiseaux et mammifères insectivores dépistent fort bien une larve dissimulée dans un fourreau. Une acuité visuelle remarquable sert l'oiseau, un odorat particulièrement subtil sert l'insectivore ; et les « moyens d'attaque » surpassent les « moyens de défense » : on n'aperçoit pas que ceux-ci s'améliorent en fonction de ceux-là. Nous y reviendrons.

## 3. — Épines et analogues.

Les épines que possèdent nombre de végétaux n'arrêteraient-elles pas les agresseurs ? D'évidence, les piquants acérés des ajoncs, des ronces, des chardons, des panicants et de bien d'autres plantes pourraient briser l'élan d'herbivores en quête de nourriture. Telle est l'hypothèse : que vaut-elle ? Ces plantes échappent-elles vraiment à l'attaque d'agresseurs ? Or, l'étude directe des faits conduit à des constatations très précises. Les chardons, notamment, fournissent un exemple remarquable. Tous possèdent des feuilles, voire des tiges épineuses, de nature à écarter bien des agresseurs. Cependant, plusieurs espèces de papillons pondent sans difficulté sur ces plantes. Dès leur éclosion, les chenilles se déplacent sans peine ; les unes [1] dévorent les feuilles, sans excepter les épines ; d'autres [2] gagnent les capitules, les attaquent et les détruisent. De mêmes, le charançons, plusieurs espèces de diptères pondent dans les capitules des cirses, des carlines, des échinops, etc. N'oublions pas les mammifères, ânes, chevaux, chèvres, bovins qui broutent volontiers les chardons. Certes, ils s'en

(1) La Vanesse du chardon, par exemple.
(2) Plusieurs espèces de microlépidoptères : *myeloïs cribrella*, *epiblema uctuosana*, *epiblema cana*, *homeosoma nimbella*, etc.

prennent surtout aux plantes jeunes, dont les épines sont relativement souples ; mais ils n'en opèrent pas moins une destruction importante : la question d'âge se présente ici avec toutes les conséquences que nous avons précédemment indiquées.

Dira-t-on que dans tout système de défense existe un point vulnérable ? La question se pose tout autrement. Ici, en effet, intervient de la façon la plus directe l'influence que les organismes exercent à distance les uns sur les autres. Là réside le fait essentiel, devant lequel disparaissent toute disposition morphologique, tout mode fonctionnel considérés comme « moyen de défense ». Peut-être les épines d'une plante arrêteront-elles quelque agresseur occasionnel ; ce n'est pas lui qui fait courir à la plante un véritable danger. Celui-ci tient aux agresseurs spécialement, et souvent exclusivement, attirés par la plante et qui l'atteignent d'une façon ou d'une autre. Contre eux, les épines ne confèrent aucun avantage. En dépit des piquants qui la hérissent, cette plante exerce, vis-à-vis de cet agresseur, une attraction spécifique.

Les épines, qui ne protègent pas les plantes, ne protègent pas davantage les animaux qui en portent. Le hérisson, par exemple, possède une armure qui semble particulièrement capable d'arrêter les agresseurs. Certes, soies raides et piquants qui recouvrent la face dorsale de son tégument cutané opposent un sérieux obstacle à l'attaque d'un agresseur occasionnel. Buffon a noté, avec toutes les apparences de la vérité, que « le Hérisson sait se défendre sans combattre ». Cependant, Renards et Chiens l'attaquent avec succès. Attaqué par un chien le hérisson se roule en boule : soies raides et piquants aussitôt dressés paraissent offrir une défense efficace. Certes, le conflit n'est pas sans dommages pour l'assaillant. Mais les blessures ne le rebutent pas : l'attraction qui l'entraîne vers le hérisson est plus forte que la douleur ; bouche et narines sanglantes, il prend un temps, aboie furieusement, puis revient à la charge. Un moment vient où le Hérisson se détend : il est alors perdu, en dépit de son armure dont l'effet protecteur paraît, *a priori*, considérable. Mais le chien subit l'influence attractive du hérisson ; et l'attraction neutralise l'armure. L'exemple est caractéristique.

Parlerons-nous, alors, des « défenses » de l'éléphant ? des cornes des ruminants (bœuf, chèvres, antilopes, bouquetins, etc.), des bois du cerf ? Chacun sait que les incisives démesurées de l'éléphant sont incapables de fonctionner. Quand l'animal attaque ou se défend, c'est sa trompe qui joue. Mais elle joue aussi dans des circonstances très diverses où défense et attaque n'interviennent à aucun degré.

Au sujet des cornes, il convient de remarquer que, chez la plupart des ruminants, elles sont incurvées d'avant en arrière, ce qui les rend parfaitement inoffensives. L'animal attaqué fonce avec le front, les cornes n'entrent pas en ligne de compte. En outre, dans diverses espèces, les cornes sont l'apanage du mâle ; sans doute, le mâle est-il censé défendre la femelle ou lutter pour sa possession ; mais cette conception ne tient aucun compte des espèces qui ont un comportement analogue, bien que dépourvues de cornes, tout au moins de cornes capables d'exercer une action efficace. Faut-il ajouter que le cerf perd ses « bois » tous les ans et reste de longues semaines « désarmé » ? Ce renouvellement périodique suffirait à lui seul pour réduire à sa petite valeur l'idée que ces bois sont vraiment une arme. De plus, la complication de ces bois progresse avec l'âge ; et l'on se demande ce que cette complication ajoute à une éventuelle « défense ».

En réalité, nous nous trouvons en présence d'interprétations fondées sur des apparences. Nous appelons « armes » des dispositions morphologiques dont le rôle utile nous échappe, à supposer qu'il existe. L'interprétation est d'ailleurs fort ancienne ; mais elle s'est développée et affermie sous l'influence de la mystique darwinienne.

### 4. — **Sécrétions toxiques, urticantes ou fétides.**

Si les piquants de divers végétaux, ceux du hérisson, ne procurent qu'une protection problématique, faut-il considérer comme aussi négligeable l'aiguillon venimeux des abeilles, des guêpes et de divers autres insectes, les dents venimeuses des serpents en général ? aiguillons et dents sont-ils des moyens de défense efficaces ? Le tout est de mesurer autant que possible les effets de leur action.

Sans doute, en certaines circonstances, les abeilles domestiques utilisent l'aiguillon contre des agresseurs qui entrent rarement dans l'enchaînement complexe de leurs conditions d'existence. La piqûre qu'elles font ne produit qu'un médiocre effet ; elle porte souvent plus de préjudice, comme on sait, à l'abeille même qu'à l'agresseur. Fréquemment, en effet, l'aiguillon reste dans le tissu qu'il a piqué ; et l'abeille, désormais privée de ce « moyen de défense » ne survit pas longtemps à l'amputation. Ce sacrifice a-t-il au moins quelque utilité pour la société à laquelle appartient l'individu mutilé ? il n'en est rien : l'« agresseur » n'est souvent qu'un passant inoffensif.

Au surplus, la piqûre, en certains cas, ne produit qu'un effet à peu près négligeable. J'ai observé, par exemple, une mante religieuse capturant une abeille introduite dans la même cage : jouant activement de l'aiguillon, l'abeille réussit à piquer la membrane articulaire fémoro-tibiale de l'une des pattes antérieures de l'orthoptère. Le coup ne fait nullement lacher prise : tenant solidement l'abeille avec la patte symétrique, la mante la dévore incontinent. Finalement, la blessure ne provoque qu'une gêne locale relative, dont il ne restait aucune trace trois jours après. Certes, la capture d'une abeille par une mante n'est pas un fait habituel. Mais il faut retenir de l'expérience que l'aiguillon — et le venin — de l'abeille n'exerce sur certains animaux qu'une très faible action.

Il y a mieux. Les abeilles domestiques sont la proie d'agresseurs assez nombreux et beaucoup moins occasionnels qu'une mante religieuse. Le philanthe apivore, lui, capture exclusivement l'abeille domestique ; il s'en nourrit et la donne en pâture à ses larves : c'est un agresseur actif et redoutable. Entre ses victimes et lui, un véritable corps à corps s'établit : de taille comparable, les deux antagonistes possèdent un aiguillon. Mais le philanthe a l'avantage de la surprise ; il s'élance sur l'abeille, la saisit au niveau de l'articulation de la tête et du thorax avec ses mandibules et enfonce son dard dans l'abdomen. L'abeille succombe, quelles que soient ses qualités personnelles.

Un diptère, l'asile, attaque lui aussi les abeilles en train de butiner ; il les capture en dépit de leurs réactions.

D'autres insectes s'introduisent et pondent dans les ruches, directement et sans difficulté apparente. Ce sont,

notamment, deux microlépidoptères, la grande et la petite fausse teigne : les chenilles attaquent la cire et commettent des dégâts souvent funestes à la ruche entière. On ne remarque aucune réaction des abeilles.

Un autre papillon, le volumineux sphinx tête de mort (*acherontia atropos*) entre lui aussi dans la ruche et se gorge de miel. Contre lui l'aiguillon est inefficace. Sans doute, les téguments du Sphinx sont assez résistants ; cependant les membranes articulaires le sont moins. Mais le sphinx n'y paraît guère plus sensible que la mante.

Ce n'est pas tout. On sait que les lézards et les crapauds sont très friands d'abeilles. Les crapauds, notamment, se postent aux abords immédiats des ruches et happent les butineuses qui passent à leur portée. A cette liste d'agresseurs, il convient d'ajouter les meloës, du moins leurs larves. Celles-ci, installées sur une plante, s'agrippent à tout insecte qui, butinant, détermine de faibles secousses. Transportées dans la ruche, elles gagnent les cellules, les vident de leur contenu, sans que les abeilles exercent la moindre défense.

Dans l'ensemble, du reste, l'« arme » dont elles sont pourvues paraît vraiment peu efficace. Ce ne pourrait être qu'une arme défensive, car leur régime alimentaire n'implique aucun conflit. Butinant exclusivement les fleurs, nulle compétition ne s'élève. En fait, l'aiguillon ne joue, dans leur existence, qu'un rôle accessoire : l'abeille est constamment victime et constamment dans l'impossibilité de réagir.

Il en va de même pour les abeilles solitaires, victimes d'agresseurs variés, en dépit de leur aiguillon [1]. Notamment le *cerceris ornata*, hyménoptère sphégien voisin des Philanthes, fait sa proie de diverses espèces d'halictes et d'andrènes, abeilles solitaires. Certaines d'entre elles ont une taille comparable à celle du cerceris. Celui-ci tombe sur l'abeille (fig. 10) qui reçoit un coup d'aiguillon avant d'avoir pu réagir utilement.

On serait, cependant, en droit de penser que, les armes étant égales, le résultat d'un corps à corps entre la victime et l'agresseur serait favorable tantôt à l'un tantôt à l'autre,

(1) Chez la plupart des hyménoptères, les femelles seules, fécondes ou neutres, possèdent un aiguillon. Ce sont elles qu'attaquent le plus habituellement les agresseurs.

suivant les circonstances : il n'en est rien : la victime succombe constamment.

L'aiguillon des guêpes, des frelons et des polistes donne un résultat tout à fait comparable. Certains oiseaux font des guêpes leur régime alimentaire, la pie-grièche rousse par exemple. De son côté, le guêpier vulgaire s'installe à quelque distance d'un nid de guêpes ou de frelons, voire d'une ruche d'abeilles, et happe au passage les individus qui sortent du nid ou y rentrent. La bondrée apivore fait mieux encore. Sans doute capture-t-elle les adultes

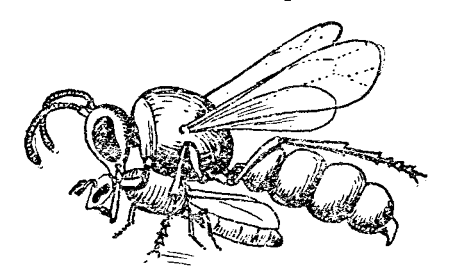


Fig. 10. — Cerceris capturant un halicte.
(*D'après Marchal.*)

qui passent en volant ; mais elle s'en prend directement aux nids des diverses espèces de guêpes ; elle les démolit et se repaît des larves. Or, il convient de souligner tout ce qu'implique ce mode de comportement : l'attaque du nid provoque infailliblement la contre-attaque des guêpes ; en conséquence les risques de l'oiseau sont bien plus graves que s'il se bornait à capturer les insectes qui volent ou butinent.

Peut-être l'oiseau reçoit-il des piqûres ; elles ne l'arrêtent pas plus qu'elles n'arrêtent certains chiens, fortement attirés par les guêpes. Souvent on assiste au manège d'un roquet en station devant une plate-bande de fleurs où butinent des guêpes. Le chien les saisit d'un coup de gueule, les broye rapidement et les avale. Souvent il reçoit une piqûre : il pousse un léger cri, secoue vivement la tête ; mais, attiré par ses proies, il recommence aussitôt la chasse.

On allongerait aisément la liste de ces exemples. Il suffira d'ajouter quelques indications relatives au rôle que jouent, en tant que « défense », les crochets des vipères.

D'évidence, sous l'effet de certaines excitations, les vipères se dressent et mordent, ou tentent de mordre. Volontiers on supposerait qu'elles possèdent vraiment un organe défensif efficace. Or, pareille interprétation relève d'une analyse insuffisante des faits. En réalité, les vipères sont victimes de divers agresseurs, contre lesquels la « défense » est inopérante. Parmi les mammifères, il convient de citer le blaireau et le hérisson. Ce dernier, suivant Rollinat (1936), est un grand destructeur de vipères. Certains chiens poursuivent ces reptiles. Martin et Rollinat (1914) citent une chienne qui, attaquant avec fureur, en avait tué plus de vingt-cinq ; « elle s'est fait mordre une seule fois et a été malade pendant quatre jours », ce qui ne l'a pas empêché de recommencer. Le chat domestique tue les vipères à coups de griffes répétés sur la tête. Parmi les oiseaux, les rapaces diurnes, faucons, buses, busards, circaëte en font une consommation importante. Mais peut-être faut-il mettre au premier rang les oiseaux de basse-cour: dindons, poules, oies et canards s'attaquent aux vipères comme aux couleuvres. Poules et dindons paraissent spécialement actifs ; ils frappent à coups de bec, le reptile se tortille sans réussir à se dégager et, finalement, succombe.

Les vipères ne sont pas une exception parmi les serpents venimeux. Dans chaque région les reptiles rencontrent des agresseurs qui les détruisent : la mangouste a constamment raison des plus grands cobras ; même des serpents, tel l'ophiophage des Indes, capturent et avalent d'autres serpents, venimeux ou non.

En réalité, les crochets des vipères et de leurs semblables, tout comme l'aiguillon des abeilles et des guêpes, ne sont pas des « moyens de défense ». Ces animaux n'ont à se préserver que contre des agresseurs occasionnels ; contre les agresseurs vraiment et fortement attirés, la « défense » ne joue pas. Et pour tout dire, l'aiguillon de nombre d'animaux, les crochets des serpents venimeux paraissent ne remplir aucun rôle vraiment utile, au même titre que les piquants des plantes. Au demeurant, aiguillons, crochets piquants ne seraient-ils pas, en dépit des apparences, des formations quelconques ?

Au surplus, rien ne fait mieux ressortir l'importance de l'attraction qui détermine en quelque mesure le régime alimentaire, en dépit de tous les obstacles, que le cas des organismes qui sécrètent des produits irritants, toxiques ou méphitiques, du moins pour l'Homme et bien d'autres animaux. A cet égard, l'ortie fournit une indication remarquable. En dépit des effets cuisants que produit le contact de cette plante avec l'épiderme, un nombre considérable de larves en font leur nourriture, souvent exclusive. Et, en dehors des insectes, l'ortie attire d'autres animaux, tels les dindons.

A côté des orties, il convient de placer les euphorbes, qui sécrètent un latex irritant, sinon toxique pour l'homme. Néanmoins, plus de vingt espèces de chenilles vivent aux dépens de diverses euphorbes. Certains hémiptères enfoncent leur rostre dans les tissus de la plante et se gorgent de son latex. Bien mieux : procédant ainsi, ces mêmes hémiptères inoculent à la plante des flagellés, protozoaires qui se multiplient fort bien dans le latex.

A ces exemples empruntés aux végétaux s'en ajouteraient bien d'autres empruntés aux animaux. Les larves de la chrysomèle du peuplier, notamment, sécrètent, elles aussi, une subtance irritante. Il suffit de la frôler pour qu'apparaissent aussitôt des tubercules érectiles qui dégagent une forte odeur d'acide salicylique. Cette larve attire cependant des parasites, qui pondent sur son tégument, telle une mouche, *meigenia bisignata*. L'action de cet agresseur est suffisamment marquée pour réduire, parfois à quelques unités, dans une région donnée, le nombre des chrysomèles. Peut-être, d'ailleurs, la mouche n'est-elle pas seule responsable de cette réduction.

Divers animaux, en particulier des insectes hémiptères du groupe des pentatomides, exhalent une odeur repoussante. Le jet ne se produit que sous l'effet d'excitations qui portent sur des points précis du tégument. Dans tous les cas l'odeur n'empêche pas des mouches tachinaires de déposer directement leurs œufs sur les pentatomides adultes, ni des hyménoptères parasites d'infester les larves. L'importance de l'infestation varie au gré des conditions du moment, mais elle n'est jamais négligeable. Cependant l'odeur que l'hémiptère répand n'est pas désagréable seulement à l'homme. J'ai vu une araignée saisir

l'insecte tombé sur sa toile, commencer à l'envelopper de soie, mais subitement s'arrêter et fuir, en même temps que l'odeur méphitique rejetée par l'hémiptère se répandait autour de la toile. Seulement, il importe de considérer qu'un pentatome est, pour l'araignée, un agresseur particulièrement occasionnel : son mode d'activité ne lui fait pas courir grand risque de tomber dans une toile d'araignée. L'essentiel est de retenir l'existence d'agresseurs habituels, contre lesquels ne joue pas un prétendu moyen de défense.

Le cas des cœlentérés — anémones de mer, méduses, hydraires — et celui des gastéropodes nudibranches du groupe des éolidiens doit nous retenir. Le tégument de tous ces animaux renferme de minuscules organes capables de lancer de véritables projectiles urticants, les *nématocystes*.

On admet qu'ayant perdu la coquille « protectrice », les nudibranches auraient compensé cette perte, les uns par l'acquisition d'organes urticants, les autres par leur mode de coloration ou l'aspect mimétique de leurs formes extérieures. Négligeant ce dernier cas pour le moment [1], examinons dans quelle mesure les nématocystes sont un « moyen de défense » efficace. Or, il en est de ces « armes » comme de toutes les autres ; elles sont sans action contre les agresseurs véritables. Les agresseurs des éolidiens sont, d'abord, les éolidiens eux-mêmes : le cannibalisme est fréquent chez eux. En outre, de petits crustacés, des copépodes, vivent à demeure sur le corps du nudibranche. Plusieurs d'entre eux s'accumulent sur un même hôte. Parfois leur nombre est tel qu'ils deviennent nocifs : certains détails donnent à penser qu'ils prélèvent quelque nourriture sur le mollusque.

A ces commensaux, d'ailleurs, s'ajoutent des parasites. Parmi eux se trouvent d'autres copépodes et aussi des protozoaires, soit une douzaine d'espèces, au moins, qui occupent diverses régions du corps. Commensaux ou parasites n'abordent évidemment le nudibranche qu'en risquant de provoquer la projection des nématocystes, mais la défense reste sans effet.

Quant aux cœlentérés, en dépit des nématocystes que tous possèdent, ils sont la proie de divers animaux marins,

(1) Voir p. 98 et sq.

notamment, des nudibranches carnassiers qui attaquent hydraires et anémones de mer.

Aux nématocystes correspondent les poils urticants des chenilles processionnaires. Ce sont des chenilles velues (fig. 11 et 12), dont les poils (fig 13) se détachent avec une

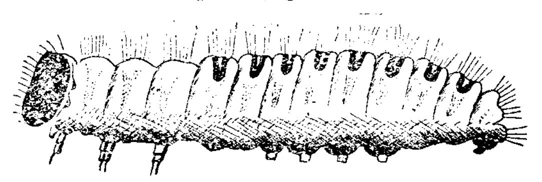


FIG. 11. — Chenille processionnaire, vue de profil.

relative facilité et laissent échapper une substance caustique qui provoque une vive rubéfaction, toujours désagréable et parfois douloureuse. Existe-t-il des agresseurs sensibles au contact de ces poils ? Sur ce point nous sommes mal renseignés. En revanche, nous savons bien que les processionnaires sont la proie d'un insecte de forte taille, le calosome sycophante. Grimpant ou volant, il monte sur

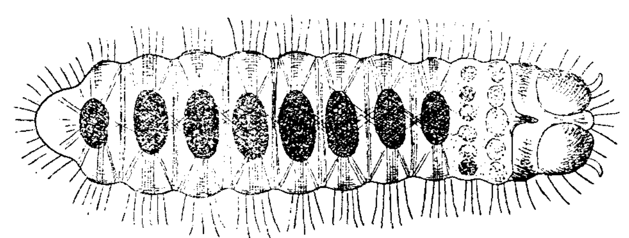


FIG. 12. — Chenille processionnaire, vue dorsale.

les arbres où il capture les chenilles. Il en fait une consommation considérable, en dépit de la résistance qu'elles opposent.

De leur côté, les fourmis émettent une sécrétion riche en acide formique. Elles n'en sont pas moins victimes d'oiseaux — tels le pivert et le torcol —, et de batraciens — tel le crapaud. J'ai assisté à une scène caractéristique : un crapaud commun stationnait dans l'herbe, au bord du sen-

tier, tandis que des fourmis défilaient devant lui, chaque fois qu'une fourmi arrivait près de l'extrémité d'un brin d'herbe, celui-ci fléchissant, la fourmi se trouvait au niveau du crapaud : l'insecte était aussitôt happé. J'ai suivi le manège durant une demi-heure environ ; je n'avais pas assisté à son début, et je n'en ai pas attendu la fin : l'intérêt est de retenir que l'acide formique ne jouait, en la circonstance, aucun rôle défensif.

A ces exemples ajoutons celui des cantharides, insectes,

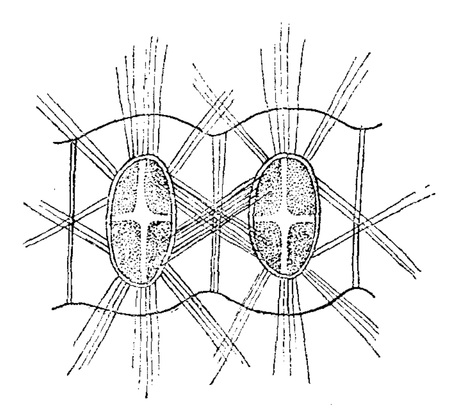


Fig. 13. — Chenille processionnaire : région dorsale grossie montrant la zone glandulaire.

qui répandent au loin une odeur très forte, particulièrement caustique. L'odeur pourrait éloigner divers animaux ; peut-être, d'ailleurs, en repousse-t-elle ; mais, sûrement, elle en attire d'autres, notamment le hérisson, qui en fait une abondante consommation.

La liste de ces sécrétions et émanations s'allongerait aisément. Sans doute savons-nous mal quels agresseurs elles repoussent ; nous connaissons mieux ceux qu'elles attirent. Signalons, cependant, certains orthoptères, sauterelles et criquets, qui dégorgent, quand on les capture, un liquide brunâtre issu du jabot. Plus ou moins abondante, suivant les espèces, souvent très abondante, l'évacuation ne se produit qu'une fois l'insecte capturé et quand l'agresseur

exerce une pression sur une zone déterminée. Le dégorgement fait donc parfois défaut dans des circonstances où la « défense » devrait jouer. En fait, ce liquide dégorgé ne gêne nullement les agresseurs, tels que la mante religieuse, agresseur particulièrement actif et dangereux. Bien des oiseaux capturent aussi, et avalent, criquets ou sauterelles, nullement rebutés par le dégorgement.

Arrêtons là cette série de faits ; elle est éloquente et suffit pour montrer à quoi se réduit la valeur de dispositions morphologiques ou de manifestations fonctionnelles en tant que « moyens de défense ». Elles n'arrêtent guère que les « agresseurs » non attirés, ou peu attirés, par les organismes ainsi « défendus ».

## 5. — **L'immunité.**

L'ensemble des données qui précèdent soulève l'importante question de l'immunité, cette propriété qui permet à certains agresseurs de capturer, sans risques graves, des proies pourvues d'un appareil venimeux. L'innocuité n'appartient-elle qu'aux agresseurs habituels de ces proies ? appartient-elle à tous les agresseurs possibles ? est-elle, bien plutôt, une propriété répartie d'une manière quelconque parmi les animaux, indépendamment de leur régime alimentaire ou, d'une façon plus générale, des probabilités de rencontre de certaines proies ? Et, dans ces conditions, n'adviendrait-il pas que cette capacité de résistance au venin enlève à un « moyen de défense » l'essentiel de sa valeur ? Qu'est-ce, alors, que l'immunité ?

On distingue, à juste titre, l'immunité *naturelle* de l'immunité *acquise*. La première seule nous intéresse. L'animal la possède dès avant sa naissance ; elle est l'une des propriétés permanentes de sa lignée. La seconde, au contraire, est une propriété strictement individuelle, qui résulte d'une modification subie par un organisme à la suite d'agressions successives. Elle dure plus ou moins longtemps. Dans tous les cas, elle n'est pas héréditaire. Ce fait permet d'affirmer que l'immunité naturelle ne dérive pas des rapports d'agresseur à victime. Et cette circonstance exclut l'hypothèse que cette immunité héréditaire constitue un « avantage » acquis par l'agresseur et

maintenu par voie de sélection. Certes, rien n'empêche de dire que certains membres d'une lignée bénéficient d'une « variation » qui leur permet de résister au venin ; que ceux-là seuls ont survécu et fait souche de descendants. On peut même préciser que la « variation » s'est accentuée dans la suite des générations, ou que, « mutation véritable », elle a acquis d'emblée toute sa valeur. Mais pareille explication n'a d'autres fondements qu'un cercle vicieux : partant de l'hypothèse d'une sélection, elle revient à la sélection et prétend la démontrer. A cette hypothèse, d'ailleurs, s'oppose le fait que bien des agresseurs ne s'attaquent pas constamment à la même espèce. Or, les venins émis par des proies différentes n'ont pas tous exactement les mêmes propriétés, et la résistance à l'un d'eux n'implique pas la résistance à tous les autres. De plus, l'immunité n'est souvent que relative et n'appartient pas, au même degré, à tous les représentants d'une espèce : tel chien succombe à la suite d'une morsure de vipère, tandis qu'un autre résiste ou n'éprouve qu'un malaise passager. En outre, l'hypothèse implique que l'immunité ainsi acquise n'existe que pour les membres d'une lignée qu'attaque un agresseur d'espèce déterminée, ou un agresseur occasionnel.

Or, à cet égard, les faits sont précis. Les Cantharides attirent, outre le hérisson, agresseur habituel, des agresseurs occasionnels tels que les grenouilles, les poules, les canards. De même, les crapauds et autres batraciens avalent impunément, et coup sur coup, une vingtaine de chenilles du *liparis chrysorrhea*, qui produisent une substance urticante. De son côté, le venin des abeilles n'a aucune action sur le lézard gris, alors que ce reptile n'est même pas un agresseur occasionnel de ces hyménoptères : il n'est pas floricole et les abeilles ne l'attirent pas ; il n'en jouit pas moins de l'immunité vis-à-vis de leurs piqûres. Quant au cobaye, qui n'est pas insectivore, sa réaction au venin de l'abeille est insignifiante. Et faut-il rappeler que la mante religieuse, pour qui l'abeille est une proie plutôt rare, réagit à peine à une piqûre, alors qu'une seule piqûre de Sphégien la paralyse ? Notons encore que le venin des araignées du groupe des tégénaires est sans action marquée sur les lapins, les souris, les grenouilles : aucun d'eux ne capture ces araignées.

L'énumération s'allongerait aisément : le hérisson, le circaëte, la chevêche, la buse et l'oie résistent au venin de vipère. Celle-ci est, pour eux, une proie habituelle. Mais le lérot, surtout frugivore, le chat, agresseur très occasionnel, l'anguille pour qui toute rencontre de vipère est vraiment exceptionnelle, résistent également. Inversement, il convient de marquer la sensibilité des ruminants au venin des chenilles urticantes : ils ne les mangent pas ; mais il leur suffit de paître dans les territoires infestés par les chenilles pour en être incommodés.

Le fait le plus remarquable, peut-être, est que l'animal venimeux n'est même pas immunisé contre son propre venin. Sans doute, sa résistance est-elle assez élevée, suffisante pour supporter une inoculation effectuée dans les conditions des conflits habituels entre individus de même espèce. Mais cette résistance relative n'existe pas contre tous les venins : un conflit entre héloderme et vipère, notamment, est également fatal aux deux antagonistes. La guêpe et l'abeille ne supportent pas davantage le venin d'une autre guêpe ou d'une autre abeille.

L'immunité n'est donc pas, comme on pourrait le supposer, une propriété absolue, Constamment, le résultat d'une inoculation dépend à la fois de la dose injectée, de sa porte d'entrée et de l'état de la victime au moment de l'inoculation. De plus, la limite de la résistance peut être franchie ; elle est, simplement, plus ou moins large.

Ces faits diminuent singulièrement les possibilités d'une sélection, du développement de l'immunité par l'accroissement progressif des moyens d'attaque et de défense, laissant survivre le mieux doué quant à l'insensibilité au venin.

Au surplus, d'autres faits s'opposent à cette possibilité d'une sélection. Comment comprendre, notamment, la persistance d'un aiguillon barbelé et d'un appareil venimeux chez l'abeille domestique ? Cet aiguillon et cet appareil lui sont, sans conteste, plus nuisible qu'utile, puisque l'aiguillon reste presque toujours dans la plaie, entrainant avec lui un fragment de tube digestif ?

Cette grave objection n'a pas échappé à Darwin. Il tente de la résoudre [1]. A son dire, l'aiguillon et le venin

(1) *Op. cit.* p. 222.

permettent à la femelle féconde de limiter le nombre de ses pareilles ; et les neutres l'utilisent pour supprimer les mâles inutiles. L'appareil venimeux serait donc fort utile à l'espèce ; il n'avait pas à se perfectionner.

Regrettons que ce raisonnement ne tienne pas compte de la mort d'un certain nombre de neutres, utiles à la ruche. Il ne repose que sur des faits imaginaires : le massacre des mâles est une légende. En réalité, la vie de ces mâles est très limitée. Peut-être les abeilles neutres les chassent-elles ; ils disparaissent par inanition. Le seul perfectionnement « avantageux » serait la limitation de leur production, c'est-à-dire une variation dans le mode de ponte de la femelle.

De toutes façons, l'immunité naturelle n'est toujours que relative ; elle ne dépend d'aucun processus de sélection : elle favorise aussi bien des espèces qui n'ont qu'exceptionnellement affaire à des agresseurs venimeux qu'à des animaux qui s'attaquent habituellement à des proies venimeuses. D'une façon générale, l'immunité est l'une des manifestations d'un état constitutionnel établi indépendamment de toute sélection.

Cet état constitutionnel est celui de tous les éléments des organismes envisagés, de tout leur métabolisme, de leur fonctionnement général.

## CHAPITRE IV

# MIMÉTISME ET HOMOCHROMIE

« Toute ressemblance pouvant contribuer à dissimuler l'insecte, écrit Darwin (1), tend donc à assurer d'autant plus sa conservation que cette ressemblance est plus parfaite ». La ressemblance se borne, parfois à la couleur, il s'agit d'*homochromie* ; souvent elle va jusqu'à l'imitation presque parfaite du système de coloration, de la forme, voire de l'attitude, d'un animal par un autre : c'est alors le *mimétisme*. Adoptant la distinction établie par Lamarck, Darwin oppose nettement deux groupes de ressemblances, les unes tenant à une origine commune, les autres provenant d'une adaptation à certaines conditions d'existence ou d'un « besoin de protection » (2). En toutes circonstances, la protection résulterait de la ressemblance, soit avec un animal réputé dangereux, soit avec un objet indifférent, ou supposé tel, pour des agresseurs éventuels. C'est une observation de Bates, signalant une ressemblance très étroite entre divers papillons sud-américains qui suggère à Darwin ce « moyen de défense ».

Que signifie, en réalité, ce prétendu moyen de protection ? Pour en mesurer la valeur, il convient d'examiner séparément les deux catégories de faits : ceux où la ressemblance se réduit à la coloration du tégument, et ceux où la ressemblance porte à la fois sur la coloration d'ensemble,

(1) *Op. cit.* p. 247.
(2) *Op. cit.* p. 504.

les détails du dessin, la forme du corps, l'attitude générale : d'une part l'homochromie, de l'autre le mimétisme.

## 1. — L'Homochromie.

Les faits d'homochromie simple sont nombreux. Encore faut-il séparer le cas où la coloration de l'organisme « imitateur » est une coloration fixe, de celui où cette coloration change suivant les substrats sur lesquels il stationne : homochromie fixe et homochromie mobile.

### A. — L'homochromie fixe

L'animal simplement homochrome n'a pas avec son substrat une ressemblance morphologique véritable ; mais il suffirait que sa coloration soit celle de son substrat pour devenir pratiquement invisible. On admet que l'animal s'établirait sur un fond homochrome, entraîné vers lui par un véritable « chromotropisme ». Un choix lui serait ainsi imposé et dominerait son activité. Sur ce point, il est vrai, les observateurs ne s'accordent pas. Les uns affirment que chaque milieu attire des animaux homochromes, les autres nient cette attraction. Entre ces deux thèses, qui semblent s'exclure, Pantel et Sinétry tendent une conciliation ; ils font intervenir notamment un phénomène de mémoire qui ramènerait l'animal vers le milieu dont il partage la coloration.

Discussion et contradiction ont conduit à effectuer, sur le terrain, des recherches systématiques. La mante religieuse passe pour particulièrement homochrome. Sa coloration verte ou brûnâtre correspond, théoriquement, à celle des subtrats les plus répandus, tel le feuillage. Afin de prouver la valeur défensive de cette coloration A.-P. di Cesnola (1904), attache, d'une part 20 individus verts sur des feuilles vertes et 35 individus, également verts, sur des feuilles brunes ; d'autre part, 20 individus bruns sur des feuilles brunes et 45 sur des feuilles vertes : au bout de 17 jours, les individus placés sur fond homochrome étaient tous vivants ; des 45 individus bruns sur fond vert, 10 seulement survivaient, tandis que les

25 individus verts sur fond brun avaient disparu dès le 2e jour.

L'expérience semble décisive. Cependant elle renferme sans doute une cause d'erreur, que di Cesnola n'a point aperçue. En effet, Isely (1938) met en présence de Poules Bantam 370 orthoptères répartis par moitié entre un substrat homochrome et un autre non homochrome. De ces derniers, sur 185 individus, 28 survivent ; des premiers, 104. Bourlière (1942), expérimentant avec des orthoptères bruns et verts obtient : vert sur vert, 65 survivants sur 76 ; brun sur brun, 65 survivants sur 117 ; vert sur brun, 6 survivants sur 60 ; brun sur vert, 40 survivants sur 114. Bourlière fait ressortir, remarque importante, que la « protection semble meilleure pour le vert que pour le brun ». Mais il ajoute que le fond vert est fait d'herbes courtes qui ajoutent une « défense » supplémentaire. Il s'agit donc, en réalité, d'une protection relative, qui ne joue pas de la même manière pour toutes les colorations. Cela s'accorde fort bien avec l'expérience de Judd (1895) consistant à mélanger des orthoptères de teinte feuille-morte avec de véritables feuilles : les insectes, préalablement privés de leurs pattes afin de supprimer tout mouvement, furent *instantanément* découverts et détruits [1].

Le résultat de ces expériences ne permet d'attribuer à l'homochromie qu'un rôle protecteur relatif. D'évidence, tous les prédateurs ne voient pas les couleurs de la même manière. De plus, il ne s'agit jamais que d'une proportion plus ou moins importante, les résultats massifs de di Cesnola reposent, sans doute, sur une erreur expérimentale.

Mais il y a plus. Les animaux se comportent-ils de telle sorte qu'ils soient constamment sur un substrat homochrome ? Le « chromotropisme » existe-t-il ? Tel est bien le point essentiel.

Et, précisément, l'observation directe apporte, sur ce point, une conclusion solidement fondée et vraiment décisive.

En ce qui concerne les mantes, tout prouve que leurs déplacements ne sont nullement influencés par la coloration du milieu. Vertes ou brunes ont exactement le même habitat. Finot (1890) a constaté avant moi, que la

(1) Voir p. 249.

variété brune se rencontre « au milieu de la nature la plus verdoyante ». Quand brunes ou vertes rencontrent un milieu homochrome, encore faut-il qu'elles demeurent immobiles, sinon plus rien ne les dissimule. En réalité, que la mante demeure immobile ou non l'homochromie est, pour elle, difficilement réalisable. Si le vert de quelques plantes s'harmonise assez bien avec celui de l'insecte, le vert de beaucoup d'autres en diffère nettement. La majorité des feuilles sont d'un vert plus sombre ou d'une teinte très différente. En outre, la teinte des mantes brunes ne s'accorde pas mieux avec la très grande majorité des substrats ; et d'autant moins que le « brun » des mantes varie, d'un individu à l'autre, du très sombre au très clair, jusqu'au jaune franc.

Au surplus, les mantes ne sont nullement attirées par un milieu homochrome. Rien dans leur comportement ne laisse supposer l'existence d'un chromotropisme quelconque. Même, l'indifférence vis-à-vis des teintes vraiment homochromes apparaît, parfois, avec une netteté surprenante, et telle que l'opposition entre la couleur de l'insecte et celle du substrat devient souvent une hétérochromie franche. Qu'il y ait des coïncidences, sans doute : elles sont sans portée. Ajoutons, enfin, que les oiseaux ne sont pas les seuls agresseurs capables d'attaquer les mantes. Divers hyménoptères, du groupe des sphégiens, les poursuivent et les capturent à l'exclusion de toute autre proie ; d'autres se fixent à demeure sous leurs ailes.

La question se présente de la même manière pour d'autres insectes, ainsi que le laissent prévoir les expériences de Judd, d'Isely et de Bourlière. De mon côté, j'ai recueilli un assez grand nombre de faits précis, notamment en ce qui concerne les criquets communs, *Œdipoda cœruleseens*, et leur prétendu chromotropisme. Divers observateurs, Vosseler (1903), Popovici-Boznosanu (1911), Bruntz (1906), Pantel et Sinety (1918) ont également observé cette espèce et quelques espèces voisines.

La teinte des élytres des œdipodes est assez variable. Suivant les individus, elle va du gris au brun, clair ou foncé, tirant même vers le noir. Ces teintes correspondent souvent à celles du sol. Suivant toutes probabilités, cette homochromie s'établit au moment où l'insecte parfait se dégage de la mue nymphale. A ce moment, les élytres,

très humides, mais incolores, prennent la couleur de l'environnement. La coloration ainsi acquise est indélébile : dès lors l'insecte ne sera homochrome que s'il demeure sur le sol dont il a pris la teinte. Mais il n'y demeure que si ce sol occupe une surface de grande étendue. Et ce n'est pas le cas général. Souvent, au contraire, le terrain sur lequel le criquet évolue est découpé en zones étroites diversement colorées. Dans ces conditions, le criquet, insensible à l'influence de la couleur, se pose et stationne sur des substrats hétérochromes. A cet égard, mes observations et celles de Bourlière infirment de la façon la plus nette les assertions de Popovici-Boznosanu : les criquets ne *choisissent* pas un emplacement homochrome, et s'ils tombent sur un fond hétérochrome ils ne regagnent pas, aussitôt un emplacement homochrome. J'ai observé, à cet égard, plusieurs centaines d'individus dans une région dont le sol offre, suivant les endroits, des colorations assez variées : rougeâtre ou ocre, noire, grisâtre, verdâtre. Les teintes des œdipodes sont également variées et ressemblent dans l'ensemble. à celles du sol. L'important est de savoir si ces criquets stationnent sur un substrat homochrome, s'ils y reviennent quand ils s'en éloignent.

De mes observations multipliées ressort une conclusion très nette : les criquets ne *choisissent* pas les fonds homochromes : ils les rencontrent au gré des circonstances et ne sont nullement retenus par eux. Surement, aucune attraction chromatique n'intervient. Les criquets ne s'éloignent guère des lieux où ils sont nés. Ils vont et viennent, mais la coloration du sol ne joue aucun rôle. Les individus vivant sur un sol gris clair entrecoupé de zones ocre-jaune passent, en marchant, d'une zone à l'autre avec une entière indifférence. Pourtant, la lenteur du déplacement favorise le « choix » d'une zone homochrome : bien au contraire, des indivdus à teinte sombre stationnent sur les fonds les plus clairs et inversement. Un contraste violent en résulte, démontrant que la coïncidence des teintes n'est vraiment pas l'effet d'une attraction spéciale. Mieux encore, les criquets en marche s'ébrouent fréquemment, battant brusquement des élytres et des ailes ; par suite, la coloration rouge ou bleue des ailes jette une note vive qui contraste violemment avec la coloration du sol.

Le cas des œdipodes n'est d'ailleurs pas isolé. Il s'accorde

exactement avec celui de bien d'autres orthoptères. La coloration verte des ephippigères, tel que *uronemus rugosicollis*, s'accorde avec la teinte d'un assez grand nombre de plantes ; et cette condition favorise la rencontre d'un substrat homochrome. Mais, si fréquente que soit cette condition, elle n'exclut pas les conditions contraires, qui sont également nombreuses. Très souvent un ephippigère stationne sur une plante d'un vert différent. L'insecte est trop sombre ou trop clair, suivant que l'observateur aperçoit le tégument dorsal ou le ventral : en l'une et l'autre occurence, la teinte de l'insecte et celle de la plante s'opposent assez nettement pour attirer le regard.

Le contraste n'est pas moins net avec d'autres feuillages. Fréquemment, un ephippigère stationne sur des substrats d'une autre couleur que le vert. L'opposition est violente avec les capitules bleus d'échinops, les capitules jaunes de la carline en corymbe, de la pulicaire, du fenouil, avec les ombelles blanches de la carotte sauvage, les inflorescences blanches de l'achillée millefeuilles, les épis violets de la lavande et les fleurs épanouies, d'un beau rouge, du pois. Il n'est pas rare, enfin, de voir l'insecte déambuler sur des plantes desséchées.

Ces faits, d'observation courante, ne sont pas des exceptions négligeables. Ils démontrent, de façon péremptoire, l'indifférence des ephippigères pour les fonds homochromes : nulle couleur ne les attire ou ne les repousse. L'insecte, au gré d'incidences diverses, stationne ou se déplace, sans égard à la couleur du substrat. La nature de la végétation varie suivant les lieux ; les possibilités de rencontrer une plante plutôt qu'une autre augmentent ou diminuent les occasions d'hétérochromie. Au surplus, même quand il rencontre un substrat homochrome, l'ephippigère ne passe pas inaperçu : non seulement il se déplace, et le mouvement signale sa présence, mais encore, par sa masse même, il fait tache sur un fond de feuillage.

D'autres sauterelles vertes se comportent de la même manière. *Tylopsis thymifolia* se pose souvent sur des feuilles ou des fleurs dont la couleur ne correspond pas à celle de ses élytres et tranche fortement. En outre, cet orthoptère se déplace au vol et trahit sa présence.

Les élytres de la grande sauterelle verte sont générale-

ment vert clair, exceptionnellement jaunes. Peut-être, au printemps, l'orthoptère est-il homochrome ; il cesse rapidement de l'être, et on le rencontre, vert ou jaune, posé sur les feuilles du vert le plus sombre.

A citer enfin un criquet, *aedaleus nigrofasciatus*, dont les deux variétés, la verte et la brune, également abondantes, vivent mélangées dans les mêmes localités, quelle que soit la coloration du milieu.

De pareilles constatations ne sont pas spéciales aux orthoptères. Relevons, à titre d'exemple, le cas d'un charançon (*phyllobius urticae*), de teinte vert-bleu assez claire, qui tranche nettement sur les feuilles d'ortie dont il vit presque exclusivement.

L'opposition du vert sur vert est également nette pour d'autres coléoptères : l'un, vert à reflets cuivrés, vit ordinairement sur l'oseille sauvage ; tel autre passe, suivant les individus, du vert clair au vert bleu : ces insectes contrastent plus ou moins, mais constamment, avec le fond.

Des faits de cet ordre se produisent pour des insectes de toutes couleurs, notamment pour ceux que caractérise la couleur « feuille-morte ». En réalité, cette couleur n'existe pas. Les feuilles mortes affectent les teintes les plus diverses. La même feuille passe souvent par plusieurs teintes différentes. Dès lors, comment les insectes à teinte « feuille-morte » rencontreraient-ils un substrat homochrome ? Ils le rencontreront d'autant moins qu'ils se posent habituellement sur des feuilles vertes, avec lesquelles ils font un frappant contraste. Je l'ai constaté à plusieurs reprises, et pour des insectes divers.

L'exemple des *catocala* — les lichenées — mérite une mention. Par la teinte de leurs ailes supérieures, ces papillons se confondraient avec certains lichens, ou avec l'écorce de divers arbres. Or, les lichenées se posent sur n'importe quel substrat, notamment sur des fonds très clairs, avec lesquels ils contrastent violemment.

A ces faits, d'autres s'ajoutent en grand nombre, et non moins expressifs ; notamment les cas des chenilles homochromes.

Le cas des chenilles conduit à envisager l'homochromie sous un angle particulier. Le plus habituellement, les

femelles pondent directement sur une plante : les chenilles naissent et se développent sur place. Le substrat de ponte n'est nullement « choisi » pour que les chenilles naissent sur un milieu homochrome. Or, nées sur une plante, les chenilles y demeurent.

Ces exemples suffisent. A la vérité, quiconque regarde autour de soi observe, sans difficulté, nombre de faits comparables.

Une remarque, cependant, mérite attention. Bien des animaux ressortent, même immobiles, sur un fond homochrome, en raison de leur masse et de leur forme. Une autre circonstance rend également visible des insectes verts posés sur des feuilles de coloration tout à fait semblable. Voici deux exemples caractéristiques.

*Palomena viridissima*, punaise des bois fort commune, a une teinte vert-gris qui correspond à la teinte d'un certain nombre de feuilles. On la rencontre fréquemment sur les feuilles d'aulne, et on ne la distingue pas toujours au premier abord. Pour la plupart des yeux humains, l'homochromie ne fait aucun doute ; peut-être en est-il de même pour les yeux d'oiseaux et de quelques autres agresseurs. Toutefois, en dépit de l'homochromie, on distingue tout de suite *palomena*, lorsque la lumière solaire tombe normalement et projette l'ombre sous elle : aussitôt elle devient plus claire que son substrat et se détache en relief. En interceptant les rayons solaires, on supprime l'impression de relief, en même temps que l'on rétablit l'homochromie.

J'ai constaté le même phénomène avec la chenille du Flambé, très exactement homochrome des feuilles de prunier, dont elle se nourrit parfois. Mais elle se détache assez nettement du substrat lorsque, obliquement éclairée, son ombre assombrit l'un des côtés de la feuille.

Cette question de l'ombre portée a préoccupé un ornithologiste anglais A.-A. Allen (1921). Il a essayé de démontrer que le système de coloration des oiseaux a pour effet de neutraliser l'impression de relief en supprimant l'ombre. Les couleurs foncées occuperaient les parties du corps les plus élevées, tandis que les couleurs claires occuperaient les parties du corps qui restent habituellement dans l'ombre. A titre de démonstration, Allen fait des expériences avec des oiseaux *en bois*. Mais en dépit de ses

affirmations, on se rend compte aisément que la lumière tombant sur un oiseau détermine une zone d'ombre, quel que soit le système de coloration, et supprime toute homochromie. Au surplus, est-il exact que la répartition des couleurs sombre et claire sur le plumage des oiseaux soit telle qu'Allen la décrit? Sans doute répond-elle à certains cas ; nullement à la généralité.

Au demeurant, l'effet incontestable de l'ombre portée enlève toute signification utilitaire aux cas, peu nombreux, d'homochromie vraie.

## B. — L'homochromie variable

Nous en arrivons maintenant à la variation chromatique, à cette propriété singulière, signalée par Aristote, que possèdent certains animaux (mollusques, crustacés, arai-

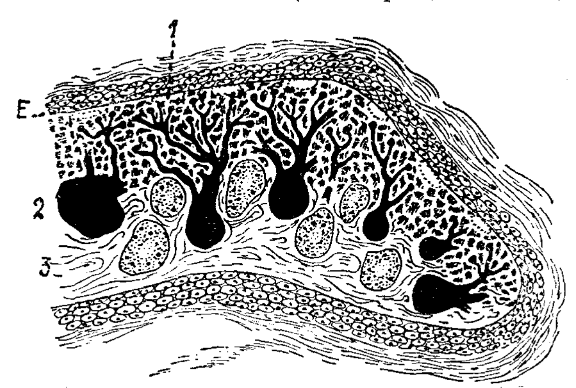



Fig. 14. — Peau de galéote changeant.
E : épiderme ; 1 : chromoblastes jaunes ; 2 : chromoblastes noirs ; 3 : chromoblastes rouges.

(*D'après Mandoul.*)

gnées, tuniciers, poissons et reptiles) de modifier leur système de coloration en fonction du substrat.

Pouchet en a fait l'étude systématique en 1871. Etudiant les turbots, les palémons et les crangons, Pouchet constate l'existence, dans leur tégument, de cellules spéciales —

les chromoblastes — en nombre variable et diversement colorées suivant les espèces ; puis il montre que l'expansion et la rétraction de ces éléments dépendent d'excitations

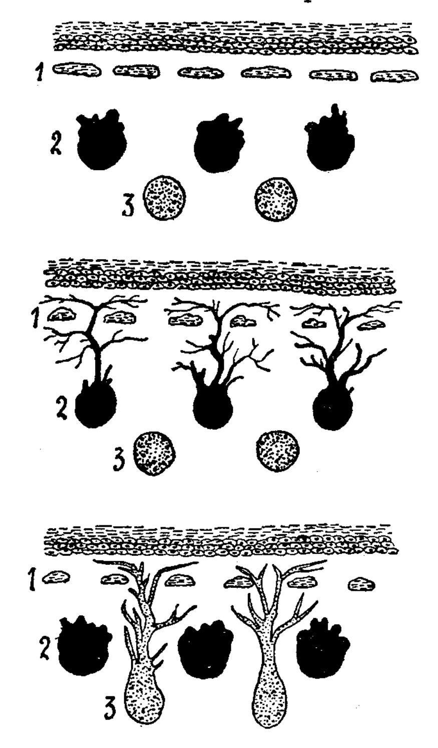



Fig. 15.
Jeu des chromoblastes provoquant les changements de coloration.
(En haut), chromoblastes jaunes dilatés, noirs et rouges contractés.
(En bas), chromoblastes rouges dilatés, noirs et jaunes contractés.
(Au milieu), chromoblastes noirs dilatés, jaunes et rouges contractés.
(*D'après Mandoul.*)

passant par les yeux. Depuis Pouchet, plusieurs expérimentateurs, notamment P. Carnot (1896), ont constaté que ces changements de coloration proviennent parfois

d'excitations cutanées. La diversité des chromoblastes varie suivant les cas particuliers ; on en compte trois sortes, par exemple, chez un reptile, le galéote changeant, jaunes, noirs et rouges (fig. 14). Les uns s'étendent, tandis que les autres se rétractent, au gré des conditions agissantes (fig. 15).

Cependant, tous les changements de coloration ne dépendent pas des chromoblastes. Alf. Giard observe (1872) que plusieurs gastéropodes et une planaire prennent le coloration des tuniciers aux dépens desquels ils vivent. P. Francotte (1898) et Piéron (1914) apportent confirmation.

Voici donc un double mécanisme : le jeu d'éléments intrinsèques et l'introduction de pigments issus des aliments.

Sur la variation chromatique liée à la nourriture, il n'y a pas lieu de s'étendre longuement. On l'observe chez des organismes aquatiques constamment immergés, qui mangent dans des conditions d'hydratation constamment analogues. Il n'en est pas de même pour les animaux à vie aérienne. A cet égard, M.-L. Verrier (1929) a étudié les phyllies, orthoptère phasmide, et un criquet de l'Afrique du Nord (*pamphagus elegans*). L'étude des phyllies fournit une importante précision : nourries avec des feuilles de chêne commun pendant l'été et pendant le mois de novembre, puis avec des feuilles de chêne vert de novembre à l'été, leur coloration change suivant l'état hygrométrique de la cage où ils vivent. Dans les cages constamment humides, les phyllies conservent leur teinte verte habituelle, quelles que soient les feuilles mises à leur disposition ; dans les cages insuffisamment arrosées, elles deviennent jaunâtres sur les feuilles d'automne du chêne commun. Dans les mêmes conditions, l'alimentation avec le chêne vert, accentue cette teinte. Mais il suffit d'augmenter l'arrosage pour que les phyllies reprennent une teinte verte, particulièrement marquée avec le chêne vert. Les faits sont les mêmes, que l'insecte soit ou non aveuglé : la variation chromatique est bien d'origine alimentaire.

Ces expériences ne sont-elles pas significatives ? Si l'on ajoute que le changement de coloration ne modifie pas le comportement, il devient évident que l'homochromie nutritielle n'est pas un « moyen de défense ». Elle traduit

un certain métabolisme, indépendamment de la coloration du substrat. Et rien n'indique l'effet d'une sélection. L'animal ne choisit pas plus son aliment qu'il ne choisit son substrat : celui-ci comme celui-là conduit indifféremment à l'homochromie ou à l'hétérochromie ; en toutes circonstances, l'animal ne change pas d'aliment et reste sur place.

La variation chromatique d'origine visuelle se présente de toute autre façon. Les auteurs qui ont suivi Pouchet, Summer (1911) et Mast (1914) tout spécialement, ont mis en évidence des faits importants. Constatant le phénomène chez un très grand nombre de poissons osseux, ils admettent pour tous une adaptation de la couleur du tégument à celle du fond. Toutefois, cette adaptation n'excluerait pas la possibilité de changements par l'effet d'une excitation mécanique ou du passage d'un objet quelconque dans le champ visuel du poisson. Ce changement soudain, observé par Townsend (1909) et quelques autres, consiste surtout en un éclaircissement, et serait d'ordre émotif. Il correspond à ce que divers observateurs ont constaté chez le poulpe et ressortirait, chez lui, à un moyen de défense.

D'une façon générale, l'harmonisation du tégument et du fond s'établit pour le clair et le sombre, pour le dessin et la couleur. Sans doute, tous les poissons ne réagissent-ils pas de la même manière. Les différences sont peu sensibles quand il s'agit de fonds uniformes ; elles s'accusent quand le fond n'est pas uniforme : sur 16 poissons appartenant à 3 espèces étudiées par Mast, 3 seulement prennent un aspect tacheté comme le fond. Les différences sont également marquées pour les fonds colorés : l'homochromie est parfois complète pour les fonds jaunes ; presque complète pour les verts. Pour d'autres fonds, des hétérochromies souvent très marquées se produisent : sur fond rouge, les teintes passent, suivant les poissons, du rouge brun au brunâtre ou au brun ; sur fond bleu, du bleuâtre au bleu gris, voire au pourpre ; Gamble (1910) observe un crénilabre qui devient vert sur fond rouge. Tout dépend, en réalité, de la diversité des pigments que renferme le tégument.

De l'ensemble des faits ressort donc nettement que la variation chromatique donne souvent à certains poissons

une homochromie très imparfaite, quand elle n'est pas nulle, voire remplacée par une opposition violente... Ajoutons que la rapidité du changement diffère suivant les individus ; elle augmente par l'exercice : elle va de 5 jours à 2 minutes, d'après Mast expérimentant sur deux espèces de *paralichtys* et sur *ancylopsetta* ; elle va de cinq jours à 2 heures d'après Pouchet, expérimentant sur le turbot.

Quant à dire que la lumière directe est plus efficace que

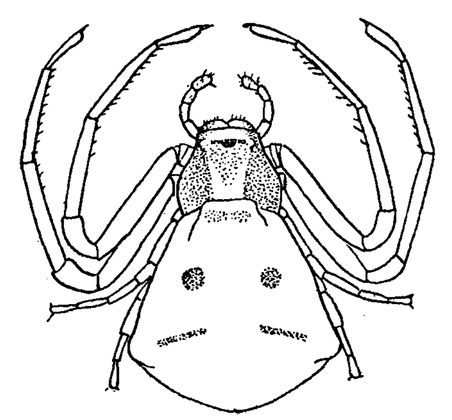


FIG. 16. — Thomise de coloration blanche, avec disques et raies rouges indélébiles sur l'abdomen.
(*D'après Rabaud.*)

la lumière réfléchie, les faits expérimentaux donnent l'impression d'interférences complexes. De toutes manières, il paraît certain que les poissons ne « choisissent pas leur fond » (1).

La possibilité d'une variation chromatique en fonction du fond existe chez certains batraciens. Le tégument de la Salamandre tachetée oscille entre le noir et le jaune, sans atteindre l'homochromie. Sécérov (1914) et Boulanger (1920) montrent que, sur fond jaune, les taches jaunes s'élargissent plus ou moins sans éliminer les taches noires ; de

(1) Des phénomènes de « mémoire » peuvent donner le change, comme il arrive chez certains orthoptères.

même se comportent les taches noires aux dépens des jaunes, sur fond noir.

Gamble et Keeble, d'une part (1904), Piéron d'autre part, ont expérimenté sur des crustacés marins. Ceux-ci possèdent des chromoblastes et la teinte du tégument varie en fonction du fond. L'homochromie n'est réalisée qu'assez imparfaitement. La coloration du milieu n'agit pas en tant que telle, mais par sa clarté. Dès lors, d'un animal à l'autre, et pour un même fond, la teinte varie : l'harmoni-

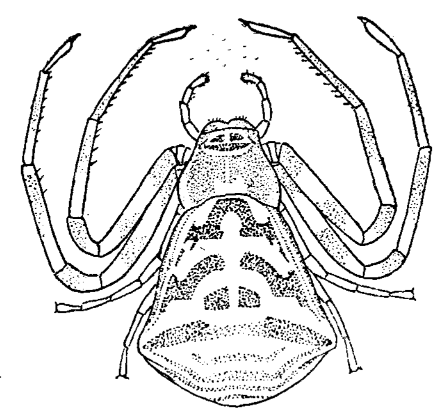


Fig. 17. — Thomise montrant l'accentuation du pigment rouge fixe sur l'abdomen.
(*D'après Rabaud.*)

sation s'établit donc avec la clarté du milieu : il y a ***homophanie*** ainsi que Piéron l'a montré (1914). En aucun cas le crustacé ne choisit son environnement. Au surplus, l'homophanie se joint parfois à l'homochromie, tout au moins chez certains orthoptères phasmides, comme l'ont observé Pantel et Sinéty (1918).

En tout ceci, il s'agit surtout d'expériences de laboratoire. Les araignées fournissent des données plus significatives. Deux espèces de Thomises se prêtent spécialement à des observations dans la nature et à des essais expérimentaux : *thomisus onustus* et *misumena vatia.* Leur tégu-

ment, normalement blanc, renferme un pigment jaune. En outre, le tégument de *Th. onustus* renferme un pigment rouge, fixe, d'abondance variable suivant les individus. Parfois limité à quelques stries roses extrêmement fines (fig. 16), parfois il forme des taches et des bandes sur la face dorsale de l'abdomen (fig. 17). Lorsque taches et bandes confluent, elles donnent à l'araignée une coloration rose intense ou rouge vif (fig. 18). Ce sont là variétés individuelles dont l'effet le plus immédiat est d'empêcher l'harmonisation du tégument avec le fond.

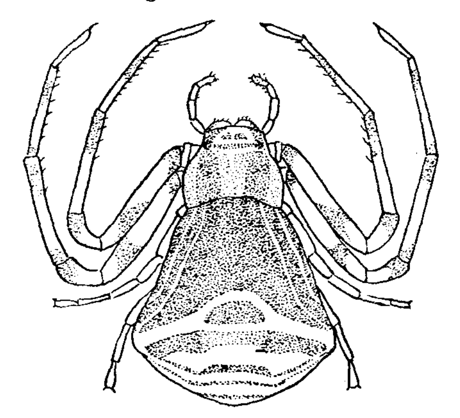


FIG. 18. — Thomise montrant l'envahissement du pigment rouge fixe.

(*D'après Rabaud.*)

La répartition des individus dans la nature indique clairement que les thomises ne choisissent ancun fond. Sur 75 *misumena vatia*, je n'en compte que 16 (14 blancs et 2 jaunes) sur un substrat homochrome, et sur 72 *thomisus onustus* 22 (15 jaunes et 7 blancs) sur un substrat homochrome. Aux individus jaunes, il faudrait théoriquement en ajouter 6 rencontrés sur fond jaune ; mais le pigment rouge occupait une étendue telle que l'araignée ressortait violemment sur le fond. La correspondance avec le substrat ne s'établit donc que dans une proportion vraiment insuffisante pour que l'on puisse parler d'un « moyen de défense ».

Cependant, la variation chromatique de ces thomises ne

fait aucun doute. Dans quelles conditions se produit-elle, et quels sont ses effets ? quelques expériences l'indiquent sans ambiguïté. Le passage du blanc au jaune ou du jaune au blanc s'effectue assez rapidement à la grande lumière. Il est relativement brusque chez certains individus : après un temps de latence de 24 heures environ sur fond jaune, le jaunissement devient intense dans les 24 heures qui suivent. L'hétérochromie persiste donc peu de temps. La lumière diffuse d'un ciel couvert paraît sans action sur *misumena vatia* ; elle agit lentement sur *thomisus onustus.* Dès lors, tandis que *m. vatia* blanc installé sur une fleur jaune reste blanc, *Th. onustus* met de 3 à 8 jours pour passer du blanc au jaune. Le retour du jaune au blanc dure de 10 à 19 jours.

Tout individu jaune blanchit dès qu'il abandonne un substrat jaune et s'installe sur un substrat d'une autre couleur. Que devient un individu blanc s'installant sur un subtrat coloré non jaune ? On rencontre souvent des thomises sur fleurs rouges, violettes, ou bleues, voire sur des capitules verts, aucune d'elles n'est homochrome. Ces observations correspondent aux résultats expérimentaux : sur fond orangé, vert, bleu, violet ou rouge, les individus blancs demeurent blancs ; sur les mêmes fonds, les individus jaunes blanchissent. Quelques thomises blanches jaunissent sur un fond rouge, tandis que sur le même fond quelques thomises jaunes conservent leur coloration. En dépit de cette hétérochromie persistante, les thomises ne bougent pas.

Un cas particulier vaut une mention spéciale, car il fait ressortir la signification vraie de la variation chromatique : les mâles de *Th. onustus* possèdent un pigment bleu fixe, très sombre, réparti en fines granulations dans le tégument : en conséquence, sur un substrat jaune, le pigment jaune s'étale et l'araignée prend une coloration verte, violemment et constamment hétérochrome.

Ainsi, l'ensemble des faits ne conduit guère à considérer la variation chromatique comme un avantage véritable, tant pour la défensive que pour l'offensive. Les animaux s'installent à demeure sur des substrats de coloration quelconque ; ils ne sont homochromes que dans un nombre limité de cas ; et l'hétérochromie ne fait pas obstacle à la capture des proies. En bref, la faible proportion d'indi-

vidus homochromes démontre que la possibilité de passer d'une couleur à l'autre n'intervient pas dans la défense ou l'attaque.

Ces conclusions s'accordent avec celles que suggère l'étude des poissons et des crustacés ; constamment la variation chromatique aboutit à une teinte quelconque, parfois voisine de celle du fond ; elle n'a rien qui soit capable de donner prise à la sélection. Sans doute, poissons et crustacés, possédant une variété plus grande de pigments mobiles que les araignées, rencontrent-ils plus d'occasions d'acquérir une teinte en harmonie avec celle du fond ; mais l'homochromie n'en est pas, pour cela, constamment réalisée. Même, de la multiplicité des pigments résultent des mélanges variés, si bien que la concordance des téguments et du fond n'est, souvent, que très relative.

## 2. — **Le Mimétisme.**

Un dernier aspect de la question reste à examiner, celui des ressemblances, souvent impressionnantes, d'animaux entre eux ou avec d'autres objets. La ressemblance tient soit à l'aspect général et aux particularités de la forme, soit aux attitudes qu'un animal est susceptible de prendre.

### A. — La théorie

Le premier exemple interprété par Bates et admis par Darwin (1) est celui de deux papillons qui se ressemblent étroitement, en dépit des différences profondes de leur conformation : les *leptalis* copieraient les *ithomia* habitant la même région. Bates admet que l'espèce la plus riche en individus est l'espèce imitée, et qu'elle possède un moyen de défense très efficace : elle aurait un goût désagréable ; le prédateur qui s'en empare la rejetterait aussitôt et, instruit par l'expérience, éviterait désormais toute proie ayant la même apparence. Évidemment, quelques individus de l'espèce mimante périraient ; mais la grande majorité échapperait à la destruction.

(1) *Op. cit.* p. 604.

A la suite de Bates et de Darwin, les naturalistes ont découvert de très nombreux exemples de ces ressemblances entre deux animaux, dont l'un possèderait un

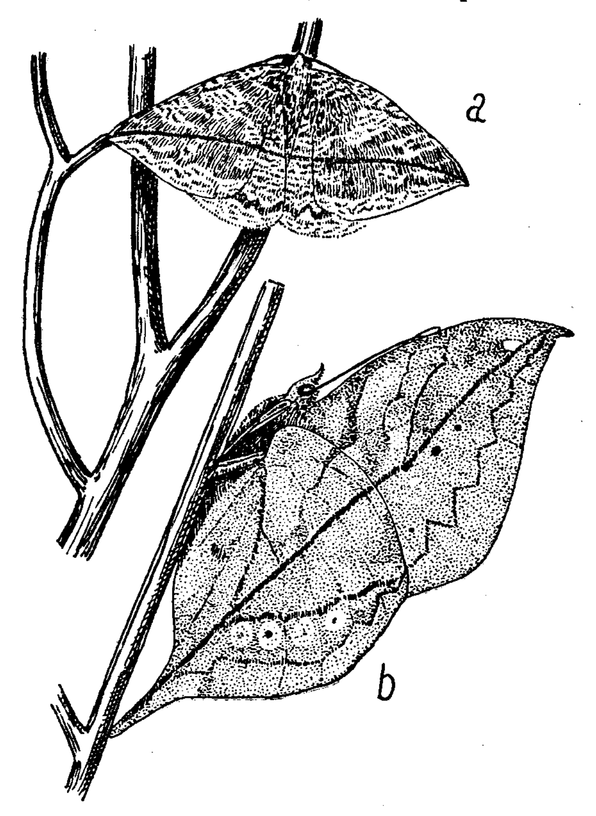



Fig. 19. — Papillons-feuilles. — *a*) Oxydie ; *b*) Kallima.

moyen de défense. Poulton, notamment, en développant le système sans retenue, s'est fait une véritable célébrité. La liste des espèces supposées sans défense copiant une espèce plus nombreuse en individus et supposée « bien défendue » est imposante. Voici quelques exemples. Nombre

de papillons du groupe des papilionides et des piérides, qui ne dégagent aucune odeur, ont un système de coloration très semblable à celui des héliconides d'Amérique ou des danaïdes des Indes, qui dégageraient une odeur capable d'éloigner les oiseaux, les reptiles, voire les mouches carnivores. Les sésies, papillons inoffensifs, tireraient avantage de leur ressemblance avec les guêpes, armées d'un aiguillon. De même des serpents-corail non venimeux bénéficieraient de leur ressemblance avec les *elaps*, serpents venimeux.

Avec le temps, le système s'est étendu, englobant les ressemblances d'animaux avec des plantes ou des objets inanimés. Ceux-ci, sans doute, ne représentent aucun danger ; mais, n'étant pas comestibles, ils n'attirent pas les prédateurs. Les Kallima, papillons-feuilles, en sont l'exemple le plus connu (fig. 19). Posés sur un substrat quelconque, les ailes relevées, la face inférieure des deux ailes d'un même côté simule une feuille avec une étonnante perfection : sur un fond de teinte « feuille morte » se dégage une nervure principale avec des nervures latérales. De place en place, des taches, sombres ou claires, donnent l'impression de taches de Lichen, qui correspondraient même à des espèces connues.

Les *oxydia*, de Costa-Rica, signalés par Picado (1910), les *venilia macularia*, signalés par Cuénot (1898) donnent une illusion semblable par une attitude inverse (fig. 20), les quatre ailes étalées horizontalement prennent l'aspect d'une feuille.

Outre les papillons, certains orthoptères, notamment des criquets, ont aussi l'aspect de feuilles, mortes ou non. D'autres insectes ressemblent à certains lichens, tel un charançon de Madagascar.

L'« imitation » se présente de façon différente avec les attitudes. On cite constamment les chenilles arpenteuses qui, accrochées à un rameau par leurs fausses pattes, se dressent et conservent une immobilité complète. Vertes ou brunes, ou d'une autre couleur, elles se confondent souvent avec les rameaux voisins.

D'autres animaux, vertébrés ou invertébrés, s'immobilisent sur le sol dans une attitude d'abandon qui pourrait être celle d'un cadavre. Les observateurs, depuis longtemps, ont décidé que ces animaux simulaient la mort, et trompaient ainsi leurs ennemis.

La liste des faits analogues est inépuisable ; mais les indications qui précèdent donnent une idée fort exacte de la théorie des moyens de défense par l'homochromie ou le mimétisme, que la sélection naturelle aurait retenus et développés. Seulement, la théorie soulève de multiples et graves objections reposant sur des faits dont il faut maintenant apprécier la valeur.

### B. — Examen critique

*a*) **Coloration prémonitoire.** — La théorie se ramène à cette proposition générale, que nombre d'animaux, appartenant à tous les groupes, se dissimulent fort bien grâce à leur ressemblance avec divers objets ou d'autres animaux. S'il en est ainsi, comment se fait-il que certains animaux ne soient ni homochromes ni mimétiques et ne possèdent, en définitive, aucun « moyen de défense » apparent ? Certains d'entre eux, même, revêtent des couleurs particulièrement voyantes : loin d'être protégés, n'attirent-ils pas l'attention des agresseurs ? A cette objection, Poulton, à la suite de Bates, oppose une réponse, qu'il estime décisive et qui a fait fortune : puisque ces animaux persistent, c'est qu'ils possèdent un autre « moyen de défense » assurant leur sécurité. Et Poulton affirme, sans autre preuve, que ces animaux possèdent un attribut désagréable, par exemple une saveur repoussante. Une première expérience faite, jamais plus les agresseurs ne recommenceront : la coloration serait *prémonitoire*. C'est, en réalité, l'interprétation déjà fournie pour expliquer les ressemblances étroites de certains papillons entre eux. Sans doute, chaque expérience d'agresseurs mal informés risque de coûter la vie à quelques individus ; mais ces sacrifices sauveraient l'espèce.

Que cette explication de Bates, étendue par Poulton, soit une pure hypothèse sans le moindre fondement, on s'en doute. Mise à l'épreuve, elle tombe lourdement. Ainsi, la chenille du groseillier, bariolée de jaune et de noir sur fond blanc, attire particulièrement l'attention. A-t-elle, comme Poulton l'affirme, une saveur rebutante ? F. Plateau (1894), désirant contrôler l'assertion, goûte l'une de ces chenilles et lui trouve une saveur sucrée, plutôt agréable. De même, Piepers (1903) n'a pas senti l'odeur désagréable attribuée

par Bates aux héliconides. Rien ne permet donc d'avancer que cette même saveur et cette même odeur soient désagréables pour des agresseurs éventuels.

Et c'est précisément ce que démontrent les expériences de Poulton, destinées à administrer la preuve contraire. Prenant, au hasard, des vertébrés insectivores, oiseaux, reptiles et batraciens, il constate que la plupart d'entre eux dédaignent ou rejettent les insectes à couleur voyante qu'il leur offre. Seulement, il néglige d'examiner si le résultat obtenu tient précisément au système de coloration de l'insecte mis en expérience. Pas un instant il ne pense que tout agresseur a un régime déterminé, qui tient à des conditions diverses. Pour s'en assurer, à défaut de l'examen du contenu stomacal des vertébrés utilisés, il suffit de varier les essais. C'est ce que fait Plateau avec la phalène du groseillier. Offerte sans succès à divers reptiles ou batraciens, il l'offre à un insecte, le carabe doré, qui la mange sans hésiter. En outre, il constate que plusieurs parasites attaquent cette même chenille. De son côté, Judd examinant le contenu stomacal de 15 000 oiseaux y trouve les restes d'insectes parés des couleurs les plus brillantes. Et Cuénot constate que tel reptile qui, en captivité, refuse certaines proies, les mange quand il est en liberté.

Faut-il ajouter que les chrysalides du ver à soie, d'une saveur rebutante pour l'homme, attirent fortement les dindons ? Et si, au lieu de saveurs, nous examinons, du même point de vue, les produits toxiques, nous aboutissons à des constatations identiques. La toxicité, comme l'odeur ou la saveur, n'est que relative. Les couleurs éclatantes de certaines fleurs ne sont pas un signe qui éloigne les herbivores qui s'en nourrissent : tandis que la belladone tue les hommes et les chiens, la chèvre l'absorbe sans danger. N'avons-nous pas constaté précédemment que le latex des euphorbes n'éloigne pas certains hémiptères ? que l'odeur d'acide salicylique n'empêche pas un tachinaire de pondre sur la larve de la chrysomèle du peuplier ? Également, ne savons-nous pas que l'aiguillon des abeilles n'empêche nullement les crapauds — voire certains chiens — de les happer, et de continuer, en dépit des piqûres?

Au demeurant, comme il fallait s'y attendre, les saveurs comme les odeurs ne jouent pas le rôle qui leur est attribué : la coloration prémonitoire n'est qu'un argument sans valeur.

*b*) **Le rôle des ressemblances.** — L'argument de l'homochromie et du mimétisme est-il meilleur ? Son caractère anthropomorphique ne fait aucun doute. L'invisibilité que nous constatons dépend exclusivement de notre perception des couleurs. Or, chacun sait que cette perception varie parmi les hommes eux-mêmes. Il suffit de peu pour modifier sensiblement l'effet que produit sur nous un objet coloré. R. Lienhardt (1923) donne dans ce sens une indication précise : observant, sur des genêts, une colonie de *bacillus gallicus*, orthoptères qui simulent par la forme, l'attitude et la couleur un rameau mince, il constate qu'ils sont vraiment très peu discernables pour lui ; il constate aussi que l'estomac des lézards capturés dans le voisinage renferme des bacilles en grand nombre, et que les mantes les distinguent sans peine. En outre, un ami de l'observateur déclare que s'« il reconnaissait aux bacilles une curieuse ressemblance avec les rameaux du genêt », leur couleur en diffère totalement et il les discerne aisément. Ces faits se passent de commentaires.

Au surplus, expériences et observations viennent en grand nombre démontrer que nous attribuons arbitrairement à l'ensemble des animaux la vision des couleurs de la majorité des hommes. Jenner Weis (1869) a montré que divers oiseaux découvrent facilement et mangent des chenilles semblables à des rameaux ou simplement homochromes. Et ne faut-il pas rappeler l'expérience de Judd [1] (1899). Une expérience analogue, faite avec des charançons gris mêlés à du sable, donne le même résultat.

Des observations directes confirment ces expériences. Certain jour, j'installai (1912) dans le jardin du laboratoire un rameau de chêne sur lequel vivaient, enfermées chacune et parfaitement dissimulées dans une feuille pliée, un assez grand nombre de chenilles. L'ensemble du feuillage contribuait d'ailleurs à les masquer. Dès le lendemain, les chenilles disparurent en même temps que les feuilles pliées, sans laisser aucune trace ; on n'en apercevait aucune aux alentours, La raison de cette disparition ne se fit pas longtemps attendre : 5 ou 6 moineaux picoraient dans le feuillage ; et à plusieurs reprises, au cours de la journée, les oiseaux vinrent s'abattre sur le rameau, fouiller rapidement et s'envoler. Confirmant cette observation, Chappellier relate

(1) Voir p. 84.

l'observation d'une mésange bleue, perchée sur un prunier dont un certain nombre de feuilles logeaient une chenille. L'oiseau allait rapidement vers ces feuilles, comme si leur déformation même l'attirait. Nous avons vu plus haut une observation analogue de Chopard.

De son côté, Foucher observe les *carausius morosus*, orthoptères très semblables aux bacilles, qui, par leur teinte, leur forme et leur attitude simulent des ramuscules de végétaux. Élevés en plein air dans un lierre tapissant une muraille, les moineaux du voisinage ne tardèrent pas à les découvrir là où l'œil humain, même prévenu, les discernait avec peine.

A son tour, et tout récemment (1946), Ed.-Ph. Deleurance constate qu'une guêpe solitaire, *eumenes arbustorum*, s'abat sur une chenille arpenteuse verte qui, immobile, se confondait avec les rameaux voisins.

Citons encore l'indication de Giard (1908) relative à la chenille de *lycoena astrarche*, qui vit sur l'*erodium cicutarium*, étonnamment mimétique des feuilles de la plante et qui n'en est pas moins infestée par un hyménoptère parasite, un *apanteles*.

Ces faits ne sauraient surprendre. Tous concourent à démontrer cette évidence que la vision des couleurs et des formes n'est pas la même pour tous les animaux. C. Hess n'a-t-il pas montré que certains oiseaux, poules, pigeons, faucons, busards ne voyaient pas le bleu ? En présence d'une traînée de grains sur laquelle tombe un spectre lumineux, la poule picore surtout dans les régions du rouge, de l'orangé et du jaune, beaucoup moins dans celle du vert et du vert-bleu et pas du tout dans celle du bleu et du violet. Cette cécité pour certaines radiations transforme complètement, par rapport à nous, la vision des couleurs. Toutes les teintes dans lesquelles entrent ces radiations sont, pour l'oiseau, différentes de celles que nous percevons.

Mais il y a plus. Bien des animaux, notamment des insectes, ont une vision fort médiocre ; elle leur est, sûrement, d'un faible secours pour l'appréciation des couleurs et des formes. En revanche, chez beaucoup d'entre eux, l'olfaction joue le rôle prédominant et rend illusoire l'homochromie aussi bien que les attitudes. Ferton, par exemple, observe une chenille arpenteuse, immobile et rigide et pareille à un rameau. Survient une ammophile : la guêpe

s'arrête, approche, recule, approche de nouveau, palpe la chenille avec ses antennes, et, finalement, s'en saisit. Dans le même sens, j'ai fait une expérience significative : dans un tube où j'enferme une melline, guêpe qui capture des mouches, j'introduis un tenthrède, hyménoptère dont l'aspect général et les dimensions rappellent une mouche. La melline se précipite ; mais, avant tout contact, à une distance de 2 à 3 mm, elle s'arrête et se détourne. Les deux insectes s'agitant, le tenthrède tombe par moment sur la melline : celle-ci appréhende, ébauche même un mouvement de piqûre, mais lache prise incontinent et rejette. Or, dans le même tube, la même melline capte et pique les mouches que j'introduis.

Des faits analogues se produisent dans la nature. F. Picard (1906) a vu un pompile, chasseur d'araignées, sauter sur une grosse fourmi ou sur une cicindèle et les abandonner aussitôt. D'évidence, l'insecte en mouvement attire le prédateur ; mais la vision très imparfaite de celui-ci l'induit en erreur : un autre sens, l'olfaction, intervient.

Sur ce point, les preuves abondent. L'ammophile des sables capture les vers gris enfouis dans le sol meuble ; elle est incontestablement menée par les émanations issues de la chenille.

De cette acuité olfactive, Picard (1921) donne la preuve expérimentale pour un ichneumon (*pimpla instigator*) qui introduit ses œufs dans les nymphes de divers insectes : l'ichneumon pond dans un rouleau de papier imprégné du sang d'une nymphe ; et si l'on masque une nymphe avec une feuille de papier, *P. instigator*, perçant le papier, atteint sa victime. Maneval (1932) complète la démonstration par un moyen différent : un pompile dépose sur le sol l'araignée qu'il vient de capturer. Maneval l'enferme dans un tube de verre transparent, bouché, qu'il dépose à la place même où l'araignée gisait à nu. Le pompile revient, passe tout à côté du tube, ne *voit* pas sa proie et s'éloigne. Le tube est alors débouché : quand le pompile, de retour, passe au niveau de l'orifice, il pénètre dans le tube et emporte l'araignée.

De nombreuses observations s'ajouteraient aisément à ces démonstrations. Ne sait-on pas que les animaux aveugles ou doués d'une vision très imparfaite, tels ceux qui habitent les cavernes, vont directement vers leurs proies ? Enfin,

peut-on raisonnablement supposer que la plupart des êtres apprécient les contours généraux, l'aspect caractéristique des substances dont ils vivent ? Bien au contraire, les faits connus tendent à montrer que l'attraction s'exerce d'une manière élective, en dépit des similitudes morphologiques. Voici, par exemple, trois chenilles — *strenia clathrata*, *tephrina murinaria*, *plusia gamma* — qui se ressemblent extérieurement par la forme générale, le système de coloration et la taille ; la troisième, il est vrai, se distingue des deux autres par l'existence de pattes membraneuses supplémentaires ; mais les différences entre les deux autres sont assez peu marquées pour qu'il soit malaisé de les distinguer, en dehors d'un examen comparatif minutieux. De plus, ces chenilles vivent constamment ensemble dans les champs de luzerne. Les agresseurs cependant ne se laissent pas abuser par les ressemblances extérieures : deux hymémoptères braconides attaquent *plusia gamma* à l'exclusion des deux autres, et *rhogas testaceus* compte pour moitié dans les *S. clathrata* infestés, tandis qu'il est exceptionnel chez *P. gamma* et *T. murinaria.* Penserons-nous, alors, que l'œil de l'agresseur accentue les différences et discerne des particularités difficiles à discerner? Tout ce que nous savons sur la vision des insectes ne s'accorde guère avec pareille hypothèse ; et nous voilà contraints d'admettre que d'autres sens les mènent.

La vision, cependant, entre en jeu, de façon presque exclusive, chez un certain nombre d'animaux, tels les oiseaux ; elle n'intervient pas chez un grand nombre d'autres. Et pour ceux-là, tout prétendu « moyen de défense » fondé sur la forme et la couleur reste sans objet. Si l'on rappelle que la vision des couleurs diffère, souvent profondément, d'un animal à l'autre, comment retenir l'hypothèse suivant laquelle formes et couleurs dériveraient d'un processus de sélection?

Ce n'est pas tout encore. Les ressemblances auraient-elles un effet plus sûr dans le cas où l'agresseur serait un visuel ? Encore faut-il que cette ressemblance soit suffisamment parfaite : pour tromper l'œil des oiseaux, un « à peu près » suffirait-il ? Assurément non. Là réside une difficulté théorique majeure. Il faudrait expliquer comment s'établissent ces ressemblances souvent si parfaites. Or, si l'on admet, à la rigueur, qu'un animal puisse acquérir

d'emblée une teinte uniforme et devenir homochrome de tel ou tel milieu, on ne comprend guère qu'une imitation compliquée, portant à la fois sur la forme, le dessin, la couleur naisse d'un seul coup. Les ailes qui simulent une feuille, par exemple, comportent un ensemble de particularités, dont il est difficile de croire qu'elles soient nées simultanément et brusquement. Or, si leur apparition s'est effectuée par étapes, dans une suite de générations, comment jouaient-elles un rôle de défense pendant le temps où elles ne réalisaient pas une ressemblance capable d'abuser les agresseurs ? Avant qu'apparaissent les individus exactement mimétiques, la « concurrence vitale » n'aura-t-elle pas supprimé les individus « intermédiaires » qui n'ont encore que la couleur ou la forme ou les nervures ? il serait vraiment surprenant que, dans ces conditions, la ressemblance soit efficace.

Aisément, par exemple, on établit une série de papillons-feuilles : les uns n'ont sur les ailes que des nervures diversement accentuées, ou des taches de teintes variées, ou une coloration allant du bistre au jaune foncé ; les autres ont, à la fois, nervures et taches sans la couleur, nervures et couleur sans la forme, ou encore la forme avec des nervures sans la teinte : aucun d'eux ne ressemble assez à une feuille sèche pour provoquer une confusion. De même, certains insectes hémiptères affectent la forme d'une épine de rosier, tandis que d'autres, très voisins, affectent une forme qui rappelle plus ou moins la forme d'une épine. Et il y a aussi les insectes, tel *venilia macularia* (fig. 20) d'aspect nettement feuille sèche, mais qui éclosent et volent en mai et juin, alors qu'apparaissent les feuilles nouvelles et que les feuilles mortes ont disparu. Cuénot (1898) considère ces formes imparfaites comme de l'homochromie « latente ». N'empêche que pendant toute la durée du « temps de latence » l'animal se trouve dépourvu de la prétendue « défense ».

Et, de fait, considéré du point de vue darwinien, la persistance de ces « intermédiaires » constitue une objection décisive. Divers biologistes, cependant, ont cru lever l'objection en invoquant l'idée connexe de « caractère ». La ressemblance résulterait de la convergence, sur le même individu, de caractères le plus souvent isolés sur des individus distincts : par l'effet d'une « mutation », ces « caractères » pourront se réunir sur un seul et même individu.

Immédiatement « protégé », cet individu persisterait et ferait souche de descendants semblables à lui.

L'explication n'est qu'une hypothèse sans fondement. Elle néglige ce fait que les formes « intermédiaires » existent et persistent ; doivent-elles leur persistance à une particularité morphologique qui pourrait aboutir par adjonctions successives, et

FIG. 20. — *Venilia macularia.*

*(D'après Cuénot.)*

dans un avenir proche ou lointain, à une ressemblance parfaite? On ne saurait vraiment adopter pareille opinion. La seule évidence est que ces formes intermédiaires persistent ;

dès lors une seule conclusion en découle : ces formes supposées imparfaites se trouvent prises dans un ensemble de conditions qui permet leur persistance. Et s'il en est ainsi, peu importe que ces formes soient ou ne soient pas un début de ressemblance complète : celle-ci acquise n'améliorera évidemment pas une situation déjà très satisfaisante. En définitive, la ressemblance que nous apercevons a-t-elle vraiment la signification que nous lui attribuons ? Une réponse négative s'impose.

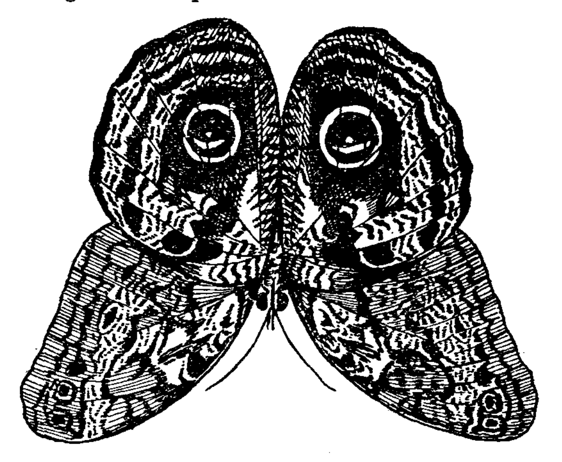
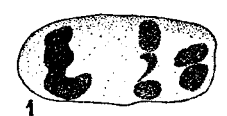


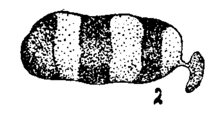
Fig. 21. — Caligo, vu par la face inférieure.

Au demeurant, l'interprétation des formes et de leur rôle relève d'une idée préconçue. Voici, par exemple, un papillon sud-américain de grande taille, du genre *caligo*, qui, vu en dessous, les ailes étalées, donne l'impression d'une tête de chouette (fig. 21). Sa vue seule, raconte-t-on, suffirait pour éloigner les agresseurs. La ressemblance est, à la vérité, vraiment surprenante. Mais il faut préciser : elle ne pourrait jouer que si le papillon se tenait la tête en bas et les ailes étendues, de façon à présenter sa face ventrale. Il devrait donc s'accrocher à un support dans une position, qui est celle des chauve-souris, mais que l'on n'observe jamais chez les papillons. Au repos, le caligo comme toutes les espèces

du groupe auquel il appartient, appuie ses ailes sur un substrat et seule apparaît la face supérieure des ailes antérieures. De plus, la ressemblance disparaît pendant le vol, quoi qu'on en ait dit.

Le cas du caligo évoque un vaste ensemble de faits qui donnent toute sa signification à la théorie du mimétisme. Voici un fait particulièrement instructif. Mon attention fut, un jour, attirée par des chenilles de *pieris brassicae* vivant sur un pied de choux. Parmi ces chenilles se trouvait un corps ovoïde, blanchâtre, cerclé de deux bandes noires, long de 6 mm et large de 2. Par sa forme, son système de coloration, ses dimensions, ce corps ressemblait de très près au cocon que tissent certaines larves d'ichneumons : aux



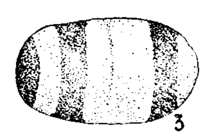




Fig. 22. — Dépouille de *pieris* simulant un cocon de *casinaria* (à gauche) et un cocon d'*anilastus* (à droite).

(*D'après Rabaud.*)

approches de la nymphose, ces larves abandonnent la dépouille de la chenille aux dépens de laquelle elles se sont développées. En fait, ce prétendu cocon n'était que la peau d'une chenille vidée de son contenu, puis ratatinée et durcie : l'aspect est bien celui d'un cocon de parasite ; il a la caractéristique générale des cocons tissés par certaines larves ; il ne diffère pas plus de l'un quelconque des cocons connus, que ceux-ci ne diffèrent entre eux : comparé, par exemple, à un cocon de *casinaria* et à un cocon d'*anilastus*, on constate que ces deux derniers se ressemblent autant que leur ressemble la dépouille de *pieris* (fig. 22). La similitude est de même ordre que celle des ailes de Kallima avec une feuille morte quelconque, et non avec une feuille déterminée.

En l'occurrence, le mimétisme est donc bien caractérisé. Mais il importe de constater qu'il est exceptionnel. A l'ordinaire, les dépouilles de *pieris* renfermant une nymphe de *rhogas* se ratatinent de diverses manières et acquièrent des formes très variées. Certaines d'entre elles ont inspiré de

curieux rapprochements, par exemple avec les coquilles de ces minuscules gastéropodes terrestres, les *pupa*. Au dire de divers naturalistes, cette ressemblance serait protectrice. Cependant elle est exceptionnelle et n'est, d'ailleurs, jamais évidente : l'idée préconçue joue, dans ces interprétations, un rôle de première importance.

On n'aperçoit guère, d'ailleurs, comment jouerait, en la circonstance, un processus de sélection. L'avantage que l'aspect extérieur d'une peau de chenille pourrait éventuellement accorder à la larve parasite ne dépend pas de cette larve. Celle-ci ne joue qu'un rôle effacé dans la manière dont se dessèche la dépouille de *pieris*. En réalité, l'établissement de la ressemblance constatée est liée à un complexe d'incidences où la « protection » n'a rien à faire et où se manifeste la toute puissance d'un préjugé. La ressemblance avec un cocon ou avec une *pupa* est un fait d'une extrême rareté : et c'est dans sa rareté que réside, précisément, son intérêt, au point de vue qui nous occupe.

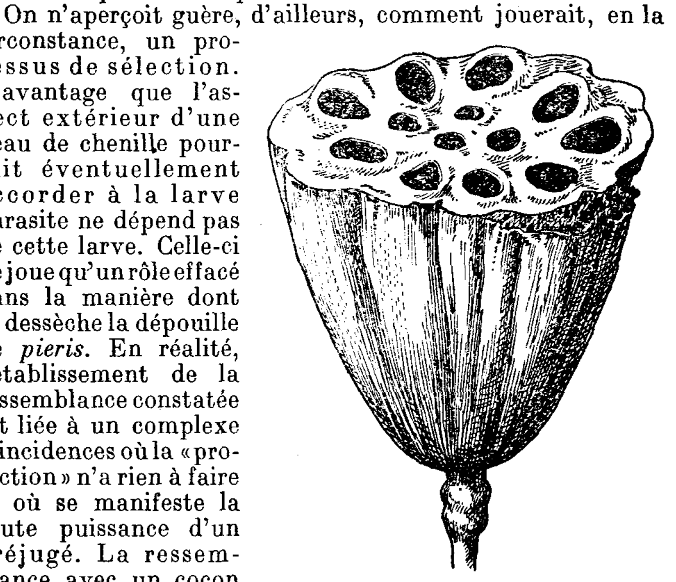


FIG. 23. — Fruit de nelumbo.

D'ailleurs, on rencontre fréquemment des objets qui évoquent des ressemblances pour lesquelles toute interprétation dans le sens d'une « protection » serait absurde. Certaines d'entre elles sont particulièrement curieuses et frappantes. Le fruit du *nelumbo*, ce nénuphar exotique cultivé dans les jardins botaniques, en fournit un remarquable exemple (fig. 23). Ce fruit, relativement volumineux, a la forme d'un cône mesurant 5 cm de hauteur dont la base de 4,5 cm est percée d'orifices régulièrement disposés

par où s'échappent les graines. A qui le voit pour la première fois, ce fruit fait immédiatement penser à une pomme d'arrosoir. Or, si le rapprochement entre les deux objets s'impose aux regards, on ne saurait sérieusement en tirer aucune signification utilitaire.

L'imagination populaire n'a-t-elle pas saisi, en bien des cas, des ressemblances, parfois moins frappantes, entre une plante, un rocher ou tout autre objet et une forme humaine, les contours d'une bête ou d'un objet courant?

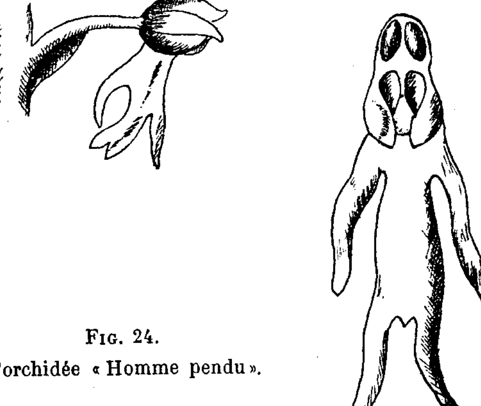


Fig. 24.
L'orchidée « Homme pendu ».

Les fleurs d'orchidées, par exemple, si variées dans leur forme, donnent matière à de multiples comparaisons, parfois fort singulières : mouches, abeilles, papillons, objets inanimés. La forme la plus étrange est sans doute celle de l'*aceras anthropophora* (fig. 24) : le labelle de la fleur, allongé, fendu en trois lobes presque parallèles, le moyen plus long et bifide, forme un ensemble qui évoque un *homme pendu* ; et tel est d'ailleurs son nom vulgaire. La liste des comparaisons analogues serait interminable. Nul, cependant, n'accorde à ces ressemblances plus ou moins exactes la moindre signification utilitaire.

En réalité, ces ressemblances sont autant de cas particuliers du phénomène de convergence. Chacune des formes envisagées tire son origine de conditions diverses et mul-

tiples, n'ayant entre elles aucun rapport direct ou indirect. Nous les interprétons au gré de nos préoccupations habituelles. L'erreur est de prendre ces interprétations comme manifestation d'un processus de sélection, comme fondement d'une théorie scientifique.

Il faut bien se dire, au demeurant, que même quand les interprétations sont moins invraisemblables, elles relèvent toutes du même phénomène psychologique et ne s'accordent pas avec les conditions véritables qui permettent la persistance d'une espèce.

Mais il y a plus : lancée à la recherche des moyens théoriques de défense, l'école darwinienne oublie que les agresseurs sont loin d'être tous des visuels. L'odorat ou un sens analogue, nous venons de le constater, joue un rôle très important. C'est lui, notamment, qui intervient dans l'attaque des parasites. J'ai fait, à cet égard, une expérience démonstrative. Elle consiste à recueillir d'une part des chenilles homochromes répandues dans un champ de luzerne, d'autre part des chenilles non homochromes vivant sur diverses plantes. La statistique comparée des deux groupes ne donne aucune différence nette. Le groupe hétérochrome renfermait trois espèces : sur 114 individus d'*hypocrita jacobeae*, j'obtiens 68 parasites ; sur 60 individus de *vanessa io*, 44 parasites ; sur 120 individus de *mecyna polygonalis*, 57 parasites. On ne saurait évidemment parler de protection, d'autant moins que *V. io* vivant sur l'ortie et *M. polygonalis* sur le genêt d'Espagne sont en partie infestée par des œufs de diptères pondus directement sur les feuilles, que les chenilles avalent avec leur nourriture.

Quant au groupe homochrome, outre leur homochromie, les chenilles qui le constituaient étaient dissimulées par le feuillage même de la luzerne. Les chiffres montrent, à l'évidence, que ni la similitude de la couleur, ni la « protection » due aux feuilles n'arrêtent les agresseurs : 87 *lycaena icarus* donnent 41 parasites ; 96 *strenia clathrata* donnent 38 parasites et 28 décès de cause inconnue ; j'ajoute, pour mémoire, 25 *tephrina muraria* qui donnent 6 parasites et 4 décès de cause inconnue. Pour tous les groupes, les parasites sont des hyménoptères qui pondent directement sur les chenilles Au surplus, il faut se dire que mises en observation dans des boîtes d'élevage, ces chenilles se trouvaient, pendant

une partie de leur existence, à l'abri d'autres parasites ou de prédateurs tels que les oiseaux.

La conclusion qui se dégage est extrêmement nette : homochromes ou non homochromes, les résultats sont essentiellement comparables. On constate, en outre, d'une espèce à l'autre, des différences marquées quant à la proportion des individus infestés et, surtout, quant aux parasites. Le rôle d'un sens très différent de la vue ne fait ici aucun doute. J'ajoute qu'il n'est pas rare de trouver au fond du fauchoir une araignée vagabonde en train d'absorber une très jeune chenille. Cette araignée est un prédateur indifférent à l'apparence extérieure des proies, qu'il s'agisse de formes, de coloration ou d'attitude.

*c*) **La « simulation de la mort ».** — Et précisément quant aux attitudes, la « simulation de la mort » mérite de nous retenir. Le fait sur lequel repose cette interprétation est, assurément, fort curieux pour qui l'observe superficiellement. Est-il spectacle plus impressionnant que celui d'un insecte cessant subitement toute activité et conservant une immobilité voisine de l'inertie? Le phénomène se produit également chez les batraciens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères.

Depuis longtemps, les observateurs admettent que, procédant ainsi, l'animal usait de ruse et prenait les apparences de la mort afin d'échapper à ses ennemis. Et, sans autre informé, ils ajoutent la « simulation de la mort » à la liste déjà longue des moyens de défense. Poutant, le fait de simuler la mort implique, de la part d'un animal quelconque, une remarquable et surprenante capacité d'observation et de réflexion, en même temps que la notion consciente de la mort : la moindre réflexion conduirait à apercevoir, sur ce point essentiel, de graves objections. Avant tout, le phénomène exige une analyse expérimentale.

Celle-ci conduit à un résultat très précis : en explorant avec un stylet mousse le tégument externe d'un insecte, et en exerçant une pression sans violence, on délimite des points dont la pression détermine l'immobilité immédiate et complète. Ces points ont une localisation précise, constante non seulement d'un individu à l'autre de la même espèce, mais aussi dans un groupe étendu. La pression du thorax, par exemple, immobilise la plupart des insectes et des arai-

gnées. L'immobilité dure plus ou mois longtemps, suivant les animaux et suivant les conditions extérieures : l'éclairement, en particulier, joue un rôle important.

J'ai ainsi démontré (1919) que l'immobilité se ramène à un réflexe pur, qui a un point de départ précis et joue dans des circonstances variées où la « défense » n'a rien à voir. L'animal obéit irrésistiblement à l'excitation. On immobilise ainsi, par une simple pression, les insectes les plus actifs, telles les grandes libellules, au vol rapide et puissant, ou n'importe quel papillon par une pression portant sur la racine des ailes ; j'ai pu immobiliser un homard, placé dans un aquarium, en comprimant, entre le pouce et l'index, l'extrémité de ses antennes : le crustacé étend ses pattes et cesse tout mouvement. Il s'agit donc d'un phénomène général qui se manifeste dans des circonstances variées, indépendantes de toute « défense ».

Mais là n'est pas tout l'intérêt du phénomène. Au réflexe d'immobilisation s'oppose un réflexe antagoniste, que déclenche une excitation portée sur des points précis du tégument. C'est ainsi que la pression des tarses détermine le retour à l'activité des arthropodes, quelles que soient les circonstances.

Envisagés du point de vue darwinien de la « défense », il convient de remarquer que ces réflexes jouent souvent à contretemps. J'ai vu, par exemple, une araignée bousculée par un pompile s'immobiliser et se trouver à la merci de l'agresseur ; elle reprend son activité au moment même où le pompile de nouveau fonce sur elle et, cette fois la capture : l'immobilisation n'a pas permis à l'araignée de s'enfuir. De même, quand deux fourmis entrent en conflit et que l'une d'elles saisit une antenne de son antagoniste, celui-ci est aussitôt paralysé : l'immobilisation est consécutive à l'attaque ; elle ne l'évite pas.

En tout ceci, on n'aperçoit guère comment se manifesterait le jeu de la sélection darwinienne : l'immobilisation n'est pas spontanée ; son point de départ n'est pas psychique. De toutes façons, il faut qu'un objet extérieur à lui exerce sur l'animal une certaine pression ; l'immobilisation résulte donc de l'action directe de l'agresseur. Et, d'évidence, c'est l'agresseur qui tire le meilleur parti de cette immobilisation. D'ailleurs, l'action de l'agresseur peut aussi bien porter sur des zones dont la pression détermine, au

lieu de l'inertie, l'activité de la victime. Dans cette éventualité, la victime se débat, se libère même le cas échéant : sa libération tiendra plus à un « avantage » momentané qu'à un avantage spécial tenant à ses qualités propres. Tout compte fait, rien dans ce phénomène ne s'accorde avec l'hypothèse de la sélection naturelle.

*d*) **Mimétisme et sélection.** — Ainsi, qu'il s'agisse d'homochromie, de mimétisme des formes ou des attitudes, nous n'apercevons pas comment interviendrait la persistance du mieux doué. Il importe, au surplus, d'apprécier tous les aspects de la question. Nous ne saurions mettre en doute les ressemblances qui nous frappent, les confusions que nous commettons. Mais ces ressemblances, comme ces confusions, n'existent que par rapport à nous, en fonction de notre appréciation du monde extérieur. Peut-être existent-elles pour d'autres yeux que les yeux humains. C'est possible, voire probable ; mais rien ne nous autorise à l'affirmer. Ce que nous savons, en toute certitude, c'est que ces ressemblances et ces confusions n'ont, pour nous, aucun intérêt et, dès lors, aucune importance, qu'il s'agisse de notre sauvegarde ou de notre régime alimentaire : elles ont pour tout effet d'exciter notre curiosité. Notre erreur consiste à admettre qu'elles ont, pour les animaux, un intérêt vital.

Certes, des animaux existent, sans nul doute, qui commettent des confusions de ce genre, celles-là même que nous constatons ou d'autres analogues. Le supposer est dans la logique des choses. Encore conviendrait-il de savoir si ces confusions ont, pour ces animaux, des conséquences qu'elles n'ont pas pour nous. Rien ne nous autorise à adopter cette hypothèse, ni l'hypothèse contraire. A cet égard, tous renseignements font défaut ; seules nous restent les hypothèses qui reposent sur les fondements les plus fragiles.

Et ce n'est pas tout. Les confusions d'ordre visuel sont, pourrait-on dire, l'apanage des hommes, des primates en général, et des oiseaux. Les autres animaux, vertébrés et invertébrés, n'ont qu'une vision imparfaite ; ils sont plus particulièrement sensibles aux excitations olfactives, auditives ou tactiles. Ces deux derniers groupes d'excitations se confondent, dans une certaine mesure, avec celles que produisent les vibrations mécaniques.

Olfactives, auditives, tactiles ou autres, ces excitations émanent de sources diverses. En dépit de leurs origines différentes, certaines d'entre elles se ressemblent et entraînent des confusions dont les conséquences ne sont pas toujours insignifiantes. Il ne s'agit pas d'hypothèses. Quelques faits précis, d'observation sûre, permettent d'affirmer que, souvent, les choses se passent ainsi. Les lucilies, par exemple, ces mouches qui pondent sur la chair morte dont l'odeur les attire fortement, ne sont pas moins attirées par des plantes fort répandues, les chénopodes, qui répandent une odeur très analogue, et sur lesquelles elles pondent également. Seulement, tandis que les larves des lucilies trouvent leur nourriture sur la chair morte, et se développent normalement, la plante ne leur fournit aucun aliment, et elles meurent à peine nées. La confusion commise par la femelle pondeuse est ici évidente ; mais en dépit de tous les efforts d'imagination, on n'aperçoit pas que la mouche ou la plante en tirent bénéfice. De même, les nombreux insectes attirés par les arum sont victimes d'une confusion analogue ; et l'on en citerait aisément un certain nombre d'autres.

Ne faut-il pas aussi attribuer à une confusion du même ordre l'attraction qui entraîne les triongulins vers tous les insectes qui, posés sur une fleur, provoquent, en se déplaçant, des secousses vibratoires? Quel que soit l'insecte, le triongulin, nous l'avons vu, va vers lui, alors qu'il ne vivra et ne se développera que s'il s'accroche à une abeille déterminée.

En définitive, qu'il s'agisse d'odeurs, de sons ou de vibrations mécaniques, les ressemblances qui s'établissent ne procurent vraiment aucun avantage ni à l'organisme imité, ni à l'organisme imitateur. Et ces ressemblances, pourtant, ne sont pas, à coup sûr, des faits isolés : elles éclairent d'un jour cru la question du mimétisme et de l'homochromie.

CHAPITRE V

# L'ORGANISME CONTRE « LE MILIEU »

## Spécialisations et infirmités.

La lutte universelle telle que l'a conçue Darwin ne s'exercerait pas seulement entre les êtres vivants, qu'ils soient ou non de même espèce. En vain vivrait-il isolé, l'isolement ne suffirait pas à placer un organisme quelconque à l'abri de tout danger, dans des conditions très favorables de persistance. N'ayant d'autres moyens d'existence que des emprunts faits au milieu, ces emprunts même impliqueraient un effort, une véritable lutte. Darwin n'a eu garde d'oublier ce côté de la question. Cependant, il ne l'a guère développé, se bornant à exprimer qu'il donne à la « lutte pour l'existence » un sens métaphorique. Mais, inévitablement, des disciples pleins de zèle devaient prendre la métaphore au pied de la lettre et développer le système jusque dans ses ultimes conséquences. C'est ainsi que, suivant Charles Richet [1], « envisagées à un certain point de vue, les fonctions de nutrition, de relation et de reproduction peuvent être considérées comme des fonctions de défense ». Ces fonctions n'ont donc rien de spécial, « mais elles ont un caractère commun qui est l'adaptation au même but, et ce but, c'est le maintien de l'intégrité organique ». C'est ce que, tout au début du XIX^e^ siècle, X. Bichat exprimait en disant : « La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort. » Sous des formes différentes, l'idée circule et s'exprime parfois en considérant la vie comme une lutte contre les « lois physiques ». L'idée envahit tous

(1) *Dictionnaire de physiologie*, t. IV, p. 699 et 700.

les domaines, et partout recherche l'effort. Bergson, par exemple, avance que « la variation qui aboutit à produire une espèce nouvelle naît de l'effort même de l'être vivant pour s'adapter aux conditions où il doit vivre ».

Au demeurant, sous les dehors d'une pensée profonde, nous ne trouvons que truisme. D'évidence, un organisme continue de vivre aussi longtemps que ses échanges avec l'extérieur s'effectuent de façon suffisante. A voir croître une plante, étaler ses feuilles, naître et se développer ses fleurs et ses fruits, on assiste aux effets d'un métabolisme dont les phases successives se déroulent sans difficultés. Ce sont des échanges qui n'impliquent aucun effort. Suivant les moments, l'activité du métabolisme varie, évidemment, en fonction des influences du milieu — éclairement, température, état hygrométrique, etc. — ; mais ces changements ne déterminent rien qui ressemble à une « lutte ». L'eau se raréfie-t-elle? la plante n'a vraiment aucun moyen de s'en procurer ; elle subit la privation comme la subirait un corps quelconque. On n'aperçoit rien, et il n'y a rien qui traduise un effort. Il en va de même pour les animaux. Dans les conditions normales, leur organisme fonctionne librement ; il n'est pas constamment menacé ou contraint par les « lois physiques », qui sont la condition même de son existence.

Sans doute arrive-t-il parfois que l'animal respire, digère ou assimile mal. En cette occurence, évidemment, l'homme cherche et utilise des procédés divers pour tenter de rétablir l'équilibre. En revanche, ni bête ni plante ne sauraient éviter les influences nocives du milieu ; contre elles, ils sont sans défense et ne trahissent aucun effort.

Ainsi, présenté dans ses ultimes conséquences, le point de vue darwinien de la lutte pour l'existence apparaît avec toute la faiblesse qu'engendre une idée préconçue développée sans critique.

Précisément, l'examen de certaines dispositions morphologiques et de certains modes de fonctionnement, considérés comme créant un « avantage » dans la « lutte universelle », font ressortir l'influence déformante du système qui mène à voir un « avantage » en toutes circonstances.

Quelques exemples suffiront.

La trompe des papillons excite généralement l'admiration des observateurs. Déroulant et allongeant cette trompe

souple et sans force, l'insecte aspire les liquides dont il se nourrit : cet organe serait donc une pure merveille, et sans doute, un étonnant résultat de la sélection naturelle. Pourtant, l'analyse critique des faits met en évidence les défauts essentiels de cette interprétation. A supposer que le nectar soit le régime alimentaire exclusif des papillons, est-il besoin d'un organe spécialisé au point de réduire l'insecte à vivre exclusivement de liquides? Or, en examinant la constitution anatomique de la trompe, on constate qu'elle est faite des mêmes pièces que l'armure buccale de tous les insectes. Chez un grand nombre d'entre eux, ces pièces sont disposées de telle sorte que l'animal est capable de déchirer, de broyer ou d'aspirer suivant les circonstances. Guêpes et abeilles, notamment, sont bien mieux pourvues ; le cas échéant, elles aspirent le nectar ou capturent des proies et les broient. Certaines d'entre elles coupent les feuilles dont elles tapissent leur nid. En revanche, le papillon est condamné à un régime liquide. Vivre ainsi ne lui procure aucune facilité ; il vivrait de la même façon sans courir le risque de se trouver privé d'aliments : sa stricte « spécialisation » est une évidente infirmité.

L'infirmité apparaît en toute clarté quand on compare les papillons aux hémiptères. Les pièces buccales de ces derniers forment aussi une trompe, mais une trompe rigide, capable de perforer les tissus animaux ou végétaux, et d'aspirer du sang, de la sève ou autre liquide. Certes, leur trompe ne perfore que des tissus peu résistants ; du moins ne sont-ils pas obligés de vivre exclusivement de liquides épanchés à l'extérieur.

Une « spécialisation » comparable caractérise le fourmilier. La cavité buccale de ce mammifère s'allonge en un museau démesuré et fort étroit. Entièrement privé de dents, l'animal se trouve réduit à un régime de substances molles, sinon liquides, ou de menus insectes, tels que les fourmis, capturées avec la langue. Peut-on vraiment dire que le fourmilier tire le moindre avantage de cette singulière conformation?

Les kangourous ont une « spécialisation » différente. Tandis que leurs pattes postérieures sont relativement longues, leurs pattes antérieures sont extrêmement courtes. Cette conformation rend impossible la marche quadrupède. Rien

ne compense cette impossibilité ; non seulement la constitution anatomique des pattes antérieures implique la marche bipède, mais encore le mode de fonctionnement du système nerveux ne permet que, seule, la progression par sauts. D'autres mammifères, tels les macroscélides, sont organisés de la même manière. Au dire des naturalistes, ces « spécialisations » insolites seraient une « adaptation au saut » ; en réalité cette prétendue adaptation est simplement une grave impotence fonctionnelle.

Dès lors, envisageant dans leur ensemble ces impotences diverses, comment concevoir qu'elles soient « avantageuses » à un titre quelconque, qu'elles rendent l'animal plus apte à vaincre les « difficultés de l'existence » ? La trompe des papillons dérive, suivant toutes probabilités, des pièces buccales du type broyeur, caractéristique de nombreux insectes : comment ne pas reconnaître que ces derniers sont aptes à se nourrir de toutes les manières? De même la bouche édentée du Fourmilier, comparée à la cavité buccale du plus grand nombre des mammifères, ne procure aucune facilité spéciale, bien au contraire : or, en toute occurence, la « spécialisation » est, sans nul doute, secondaire.

De même, on admettra sans peine que l'obligation, pour un mammifère, de progresser par sauts, frappe des animaux issus de quadrupèdes normaux : la réduction des pattes antérieures est une variation qui a persisté en dépit de la gêne importante qu'elle entraîne avec elle.

Comment donc, pour l'ensemble de ces cas — et la liste en est longue — admettre le jeu d'une sélection favorisant le plus apte? Ne nous trouvons-nous pas en présence d'« aptitudes » qui ressemblent bien plus à de graves déficits? Plus encore, ces animaux déficients survivent et se multiplient, alors que rien ne compense leur infirmité.

Ce n'est pas, d'ailleurs, uniquement dans l'ordre morphologique que se trouvent des infirmités. Nous avons indiqué, plus haut, que, dans certaines circonstances, les criquets vident leur tube digestif et que ce singulier réflexe ne joue aucun rôle défensif. Bien au contraire, sa répétition trop fréquente devient forcément nuisible. De même en est-il de la « Saignée réflexe », cette émission sanguine des coccinelles, des timarcha et d'autres insectes. Ici aussi, le réflexe prive l'animal d'éléments utiles, et ne joue aucun rôle

défensif. Comment aurait-il pu provenir de la persistance du plus apte?

Une autre impotence fonctionnelle doit encore nous retenir : la perte des ailes et, d'une façon plus générale, la perte de la faculté de vol chez divers insectes. Suivant Darwin, l'aptérisme, fréquent chez les insectes des îles, aurait l'avantage d'éviter à ces insectes d'être emportés par le vent et jetés à la mer. L'hypothèse ne s'accorde guère avec un ensemble de faits ; mais des recherches récentes tentent de lui accorder quelque valeur. Examinons-la donc.

L'aptérisme est extrêmement répandu chez les insectes, en toutes régions. De nombreuses espèces de coléoptères (carabes, timarchas, meloës notamment), d'orthoptères, d'hémiptères et diptères, sans oublier les femelles de quelques papillons, l'ensemble considérable des fourmis et les femelles des mutilles. L'absence des ailes ou la perte de la capacité de vol ne saurait procurer un avantage à l'une quelconque de ces espèces : elles vivent cependant dans les pays les plus différents ; nulle part elles n'ont à redouter l'effet du vent. Au sujet des coléoptères, il convient de remarquer que, quel que soit leur habitat, les élytres recouvrent les ailes et les dissimulent, ce qui suffirait à neutraliser toute action du vent. En définitive, et d'une façon générale, l'impossibilité de voler est, pour les insectes, une infirmité sans compensation ; on en aperçoit aisément les inconvénients. Les mutilles, à cet égard, sont significatives. Les femelles déposent leurs œufs dans le nid d'autres insectes, ce qui implique des déplacements prolongés ; les ailes leur procureraient un évident avantage. Et de même, comparant l'activité des fourmis à celle des guêpes et des abeilles, on constate que celles-ci vont et viennent en quelques minutes de leur nid aux fleurs qu'elles exploitent, tandis que celles-là emploient un long temps et un effort très important pour un résultat analogue.

Reste à savoir si l'aptérisme devient, au bord de la mer, une défense contre le risque d'une action violente du vent. Récemment, L'Héritier, Neefs et Teissier (1937) ont tenté de le démontrer expérimentalement. Dans un récipient de dimensions suffisantes, ouvert à l'air libre et garni de nourriture, ces auteurs disposent une population de drosophiles comprenant la forme normale ailée et la mutation à ailes atrophiées (vestigiale). Bien que, attirées et retenues

par la nourriture, les ailées se déplacent librement en volant, tandis que les vestigiales sont incapables de s'élever au-dessus de la masse alimentaire. En deux mois, le nombre des individus ailés diminue dans une proportion

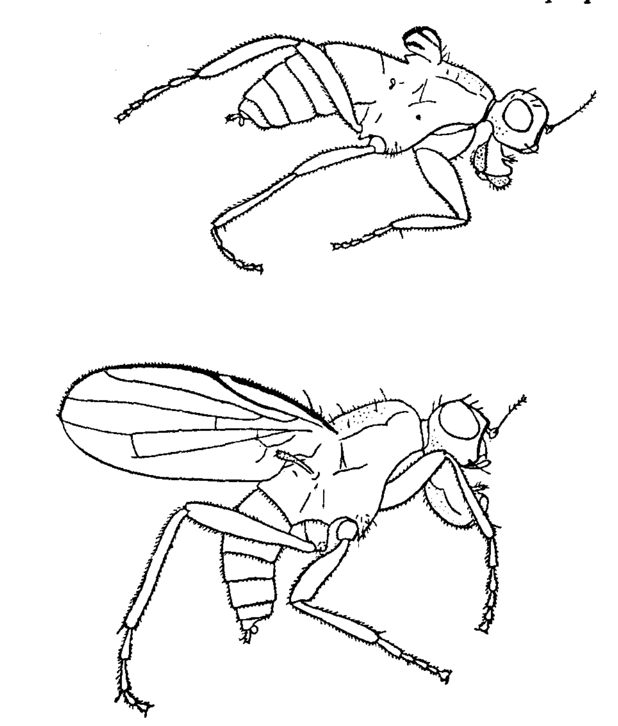


FIG. 25. — *Apterina pedestris* (individu aptère et individu ailé).

importante, tandis que celui des aptères passe de 12 à 60 %. Inversement, dans un élevage à l'abri du vent, le nombre des aptères, celles-ci moins fécondes et moins vigoureuses, a rapidement diminué.

En dépit de l'apparence, l'expérience ne paraît nullement significative. En particulier, la nourriture n'exerce pas sur les Drosophiles une attraction permanente ; elles

se déplacent, et se déplacent en volant, ainsi qu'on le constate en observant des drosophiles élevées dans un bocal clos, ou attirées par des raisins en fermentation. Dès lors, la réduction de leur nombre est-il l'effet du vent ou n'ont-elles pas simplement pris le large ? Une fois au dehors, elles subissent des influences variées qui les entraînent ici ou là. Dans un local fermé, les conditions sont très différentes.

Or, comment se comportent les insectes en liberté ? Quiconque observe le va et vient des insectes ailés constate qu'ils ne volent pas par grand vent. Ils s'accrochent aux plantes ou restent à terre, réfugiés dans des zones abritées. Quand le vent souffle avec une vitesse moyenne, les mêmes insectes se déplacent en volant, nullement influencés par la direction du courant d'air. Cela est vrai même pour les papillons à musculature relativement faible, tels que les piérides. Ils se posent et restent posés dès que s'accroît la force du vent, leurs ailes ne créent aucun danger ; ils se bornent à ne les point utiliser par vent violent.

Au surplus, pour certains insectes diptères qui vivent en bordure de la mer, l'impossibilité de voler ne constitue sûrement pas une infirmité utile. Tels sont notamment les *chersodromia hirta* dont les ailes, privées de muscles, ne fonctionnent pas, et les *apterina pedestris* dépourvus d'ailes (fig. 25). Vivant dans les paquets d'algues décomposées, ces mouches y sont à l'abir du vent. Les ailes leurs permettraient de fuir quand les détritus qu'elles habitent sont soulevés ou éparpillés. Et c'est bien ce que font, comme l'a vu Mercier (1920), celles des *chersodromia* dont les muscles alaires n'ont pas entièrement disparu, tandis que les autres, ainsi que les Aptérines, sont réduites à l'agilité de leurs pattes. Parmi les aptérines, pourtant, existent des individus ailés, mis en évidence par les élevages (Guibé, 1939), qui vivent, comme les autres, dans les détritus ; pour elles, rien vraiment ne permet de dire que la perte des ailes soit un déficit utile.

La même constatation s'étend à tous les insectes aptères ou incapables de voler. De toutes manières, la perte de la capacité de voler reste une infirmité que rien ne compense ; tout au plus peut-elle, en certains cas, passer pour indifférente : les faits sont clairs, la sélection naturelle n'intervient nullement dans sa genèse.

A côté de ces infirmités morphologiques, existent des infirmités fonctionnelles. Tel est, notamment le cas de la perte brusque, par un animal, d'un appendice ou d'une autre partie du corps. L. Frédéricq (1887) a démontré la nature réflexe du phénomène et l'a nommé *autotomie.*

Les disciples de Darwin n'ont pas manqué d'attribuer à ce phénomène une valeur défensive, de le considérer comme un avantage permettant à l'animal d'échapper à l'agresseur qui le saisit. Seulement, tenus par leur croyance, ils ont négligé de pratiquer une analyse approfondie des conditions dans lesquelles se produit l'autotomie, d'examiner ses résultats, afin de dégager sa signification véritable.

Or, envisageant l'ensemble des faits, constatons que l'on réunit sous la même étiquette deux ordres de faits très différents. Alfred Giard distinguait, quant à leur résultat vrai ou supposé, l'autotomie donnant à l'animal un moyen de se défendre ou de s'enfuir (autotomie défensive ou évasive), l'autre libérant les éléments reproducteurs (autotomie reproductrice ou gonophorique). La distinction est légitime ; elle oppose deux mécanismes parfaitement distincts. L'autotomie gonophorique existe chez les mollusques céphalopodes : l'un des bras du mâle (bras ectocotyle), chargé de spermatozoïdes, se sépare du corps au moment de l'accouplement. Le processus, si singulier qu'il paraisse, se ramène à un processus très général. Chez tous les êtres vivants, en effet, la reproduction implique l'expulsion des produits sexuels hors de l'organisme. Le développement de ses produits se rattache à un état général qui se traduit, suivant les organismes, de façons très diverses. Quel que soit le mode suivant lequel s'établit la maturation sexuelle, le fait reste essentiellement le même : les éléments qui se détachent ont subi une transformation plus ou moins importante, à la fois *lente* et *progressive.* A aucun moment rien ne se passe de comparable à une agression, quel qu'en soit le mode. Et l'on n'aperçoit rien qui ressemble de près ou de loin à un « avantage », si petit soit-il. Du point de vue qui nous retient ici, cette « autotomie » ne saurait nous retenir.

Toute autre est l'autotomie vraie. Celle-ci est une *réaction brusque* à une excitation extérieure ; c'est un réflexe provoquant l'abandon d'un organe, appendice ou viscère, sans préparation préalable. Lorsqu'on saisit, par exemple, un criquet ou une sauterelle par l'une des pattes posté-

rieures, cette patte se sépare brusquement du corps. De même, et dans des conditions comparables, les pattes des crabes et d'autres crustacés se brisent brusquement quand on exerce sur elles une pression suffisante. Les phasmes, parmi les insectes, les araignées, sont également remarquables à cet égard. Les holothuries, parmi les échinodermes, rejettent, quand on les excite, tout ou partie de leurs viscères. D'autres échinodermes, les étoiles de mer et les ophiures, abandonnent leurs bras. Au demeurant, le phénomène est très répandu.

Quelques faits d'observation courante montrent sa nature réflexe. On peut maintenir une sauterelle par l'une de ses pattes postérieures, ou une araignée par l'une quelconque de ses pattes, sans provoquer sa rupture : il suffit de saisir l'appendice en évitant d'exercer une forte pression : la rupture se produit dès que la pression augmente.

Le réflexe apparaît avec non moins d'évidence chez les crabes : quand on a provoqué la chute de trois ou quatre pattes, c'est-à-dire quand on a soumis le crustacé à des excitations successives et très rapprochées, il arrive parfois que toutes les pattes se détachent subitement.

Le réflexe n'est pas moins évident dans des cas où l'on pourrait supposer un arrachement : lorsque, par exemple, les abeilles domestiques laissent leur aiguillon dans les tissus qu'elles viennent de piquer, la séparation est immédiate, sans effort. En revanche, le réflexe paraît moins évident, au premier abord, chez les lézards et les orvets. Cependant L. Frédéricq constate que, pour rompre la queue d'un orvet mort depuis 24 heures, il est obligé d'exercer une traction supérieure à 490 grammes, qui dépasse celle que l'animal vivant exerce quand, retenu par son appendice, il tire fortement.

Le cas des sauterelles du genre tylopsis est particulièrement caractéristique. Le réflexe ne porte pas directement sur la patte comprimée ; la compression détermine un mouvement de la tête, qui se tourne vers l'appendice. On peut, en quelque mesure, doser le mouvement de la tête : pour une pression légère de la patte, la tête exécute un léger mouvement de rotation ; le mouvement s'accuse à mesure que s'accentue la pression. Dès que l'étreinte faiblit, la tête tend à reprendre sa position normale ; et lorsque, au contraire la pression acquiert un degré très marqué, la

tête revient, mandibules ouvertes, vers la patte et, brusquement, la sectionne d'un coup bref de mandibules. C'est ce mode singulier d'autotomie que nous avons signalé, Piéron et moi (1924), sous le nom d'autopsalize. Il permet de suivre, en quelque sorte, le mouvement réflexe, de montrer l'animal irrésistiblement soumis à une excitation extérieure.

Dans le cas de l'autopsalize, la section se produit en un point quelconque du segment d'appendice sur lequel portent les mandibules ; elle est suivie d'une légère hémorragie. Au contraire, la rupture d'un appendice de crustacé, d'une patte d'araignée ou d'une patte postérieure de criquet se produit constamment au point de l'articulation du fémur avec le tibia. Les deux segments ne jouent pas l'un sur l'autre ; à leur point d'union existe une cloison qui, après amputation, demeure fixée au moignon. Elle a pour effet de limiter l'hémorragie. Les naturalistes ont pensé que cette disposition accentuait l'avantage que l'animal retire de l'autotomie. A cette manière de voir s'oppose, d'une part le fait que les pattes de l'écrevisse, pinces non comprises, sont normalement articulées et, cependant, subissent l'autotomie ; d'autre part que rien n'existe, chez les ophiures et les étoiles de mer, qui ressemble à une cloison ; et leurs bras n'en subissent pas moins l'autotomie sans hémorragie notable.

Il est une autre circonstance à laquelle les naturalistes attachent une grande importance pour l'interprétation de l'autotomie. L'organe amputé n'est pas toujours définitivement perdu ; à l'amputation succède une régénération, de sorte que l'animal ne fait, en quelque sorte, qu'un sacrifice provisoire. Mais cette conception très optimiste ne correspond guère à la réalité. Certes, les pattes des crustacés se reforment, de même que les pattes des phasmes, la queue des Lézards, les viscères des holothuries, les bras des étoiles de mer et des ophiures, etc. Seulement, cette restitution n'est évidemment pas immédiate ; même, elle demande toujours beaucoup de temps. Chez les crustacés et les insectes, elle ne se produit que si l'animal n'a pas atteint le terme de son développement, et elle ne se poursuit que tant que dure ce développement. Elle sera donc insignifiante ou très marquée suivant le cas. De plus, et surtout, la régénération n'est pas un fait général ; elle ne se produit pas, notamment, pour les pattes postérieures des criquets et

des sauterelles, tandis quelle se produit pour les pattes antérieures et moyennes, pour lesquelles il n'y a pas autotomie. Et précisément, les conditions dans lesquelles a lieu la régénération méritent de retenir notre attention ; elles aident, en effet, à saisir la signification de l'autotomie.

C'est cette signification qui nous importe avant tout. La singularité du phénomène devait, forcément, intriguer les observateurs. L'idée qu'un animal perdait une partie de lui-même pour échapper à un danger ou pour se défendre devait très naturellement venir à l'esprit de l'homme, dont la pente naturelle est de construire, dans le moindre détail, l'univers à son usage. Sans doute l'idée fut-elle longtemps confuse ; elle devait se préciser et se développer sous l'influence de la mystique darwinienne : l'autotomie s'intégra dans le système des « moyens de défense et de protection ». Dès lors, il fut acquis que l'insecte, le crustacé, échappent aux agresseurs en abandonnant un ou plusieurs appendices locomoteurs, que l'holothurie sacrifiant ses viscères, sauve son existence. L'abeille même, bien que mourant de la perte de son aiguillon, n'en inocule pas moins son venin dans le corps d'un ennemi, défendant ainsi sa ruche. Et volontiers on insiste sur le rôle de la régénération qui rend à l'animal ce qu'il a perdu.

Certes, en contemplant les faits d'un peu loin, avec le puissant concours d'une idée préconçue, on bâtit aisément une explication séduisante. Mais si l'on entre dans le détail des faits, ne découvrira-t-on pas quelque particularité en désaccord formel avec cette interprétation? Avant tout, ne conviendrait-il pas d'examiner dans quelles conditions exactes joue le réflexe et quelles sont ses conséquences?

Deux crabes entrent en conflit, et l'un d'eux perd une pince. Peut-être cessera-t-il le combat. Mais qu'il le cesse ou le continue, et qu'il ait la vie sauve, le voilà tout de même en difficulté pour un long temps. Les pinces, en effet, ne sont pas armes de combat ; elles sont d'abord, et surtout, un outil en diverses circonstances, en particulier quand le crabe mange. Il saisit l'aliment et le porte à la bouche, utilisant simultanément les deux pinces. La perte d'une pince entraîne une gêne ; et la perte des deux rend l'alimentation fort difficile. Sans doute, ces pinces régénéreront-elles ; mais un long temps s'écoulera avant que se reforme un outil capable de servir.

Le cas des criquets et des sauterelles n'est pas meilleur. Quant l'insecte a perdu l'une de ses pattes postérieures, et à plus forte raison quand il a perdu les deux, le voilà définitivement infirme, il saute mal ou ne saute plus. Quel que soit l'âge auquel se produise l'accident, aucune régénération n'aura lieu. Et ici apparaît une singulière contradiction : si, d'aventure, l'insecte, encore à l'état de larve, perd l'une des pattes antérieures ou moyennes, cette patte repousse; elle deviendra un appendice d'autant mieux développé que l'amputation aura eu lieu à un stade plus jeune. Or, tandis que la perte de l'une de ces pattes n'entraîne qu'une gêne insignifiante, la perte des pattes postérieures, qui lui permettent de sauter et l'aident à prendre son vol, est sans recours : le voilà définitivement infirme.

Il n'y a pas lieu d'insister sur le cas de l'abeille, pour laquelle le mouvement de « défense » équivaut à un véritable suicide, sans résultat utile, même pour la « Société » dont elle fait partie. Or, ne suffirait-il pas d'agressions renouvelées et prolongées pour que les occasions de piqûres se multiplient, entraînant la mort d'un nombre appréciable de « défenseurs » et, avec elle, la fin de la « Société »?

L'exemple des astéries n'est pas moins significatif. Soumises à des excitations prolongées, elles abandonnent un bras : tirent-elles de cet abandon le moindre bénéfice? Pour s'en rendre compte, il suffit de suivre la marche de l'autotomie. Elle est relativement lente, assez lente pour que l'observateur puisse en suivre les progrès. Le processus dure plusieurs minutes, pendant lesquelles l'échinoderme demeure immobile. En toute occurence, d'ailleurs, les déplacements de l'échinoderme sont lents, et laissent à un agresseur le temps nécessaire pour développer son attaque. En définitive, on n'aperçoit pas le service que la mutilation rend à l'animal : il perd un bras, sans compensation. Certes, ce bras régénère ; mais la régénération dure de longues semaines : en bref, la mutilation reste sans profit.

L'ensemble de ces faits, que l'on multiplierait aisément, dicte une opinion sur la signification de l'autotomie. La considérerons-nous, en accord avec l'opinion commune, comme une « adaptation » créée par sélection d'une variation avantageuse pour la défense de l'organisme ? La conception semble particulièrement abusive. On n'aperçoit aucune condition d'existence qui implique l'utilité, et

moins encore la nécessité d'une mutilation, quelle qu'elle soit. Sans doute, cette étrange propriété n'est-elle pas, avant tout, nuisible dans un très grand nombre de cas? de toutes façons, elle est toujours beaucoup plus nuisible qu'utile. Ne parlons donc pas d'« adaptation».

Au demeurant, « adaptation » est un mot prestigieux qui satisfait à beaucoup de curiosités. Il a cette vertu de couvrir un processus vague, que chacun interprète à sa manière. Sans doute, le mot désigne-t-il la mise en harmonie des organismes avec leurs conditions d'existence ; mais, sur ces conditions elles-mêmes, l'accord n'existe pas. Les uns considèrent la forme du corps en général ou d'un organe en particulier, les autres envisagent les fonctionnements des parties. Mais quelle que soit l'opinion, elle repose sur des faits incomplètements observés, elle part de l'idée préconçue que tout organe, par sa forme ou son mode de fonctionnement, joue un rôle utile peut-être même nécessaire.

A cet égard, le cas de l'autotomie est spécialement remarquable. Qu'en certaines circonstances un animal perde une partie de lui-même est, à coup sûr, assez troublant. Et si, par définition, nous admettons que cette partie est utile à l'existence de l'animal, nous devons obligatoirement conclure que cette partie aide l'animal à surmonter certaines difficultés, à éviter certains dangers. Elle serait donc, à un titre ou à un autre, une sauvegarde, un moyen de défense. Et si nous n'admettons pas cette conclusion, nous n'apercevons aucune explication « utilitaire». Si nous l'admettons, nous voilà contraints d'approfondir l'analyse. Dès lors, nous ne tardons pas à nous trouver en présence d'une absurdité : l'adaptation aux conditions d'existence consisterait, en certains cas, à perdre une partie de soi-même, et parfois jusqu'à ce que mort s'ensuive. Que cette « adaptation» soit brusque ou lente, parviendrons-nous à comprendre qu'un réflexe de mutilation s'installe dans une lignée?

D'ailleurs, certaines particularités sont fort inquiétantes. Nous nous arrêtons sur la chute des pattes des arthropodes : nous raisonnons comme si tout agresseur visait spécialement les pattes des orthoptères et des araignées. Or les oiseaux, les hyménoptères, les insectivores en général capturent insectes et araignées en les saisissant par le corps lui-même, dès lors le réflexe de rupture n'est pas mis en jeu ; il n'a plus d'ailleurs d'intérêt : broyée ou

paralysée, la victime n'a même pas le moyen de se débattre. De même en est-il pour les crustacés, proies normales des oiseaux de mer. Certes, les crustacés perdent parfois leurs pinces : mais l'accident survient au cours des conflits entre individus de même espèce, et nous avons constaté, tout à l'heure, les graves inconvénients de cette mutilation, tant pour la « défense» que pour l'alimentation. Si, de surcroît, ce crustacé perd une partie des pattes ambulatoires, comment survivra-t-il?

Reviendrons-nous sur le cas des holothuries? il n'est pas moins décisif : ayant rejeté tout ou partie de ses viscères, l'échinoderme est pour longtemps incapable de s'alimenter ; sa vie devient donc précaire. Et l'astérie, chez qui le réflexe se développe avec lenteur, contredit, par cette lenteur même, l'interprétation de réflexe défensif. Enfin l'abeille fournit un fait décisif contre l'idée d'une « adaptation ». L'abeille, en effet, est inféconde et ce fait exclut l'hypothèse que l'acquisition d'un aiguillon barbelé ait pu jamais devenir héréditaire en raison de son utilité ; en outre, la barbelure ne sert de rien à la femelle féconde, elle n'a pas pour elle les mêmes conséquences.

En définitive, pour conserver l'interprétation « moyen de défense», adaptation aux conditions d'existence, il faut avoir recours à des hypothèses aussi peu fondées les unes que les autres.

Ne devons-nous pas nous demander aussi comment l'autotomie, plus dangereuse qu'utile, aurait pu donner prise à un travail de sélection du plus apte. Faut-il supposer que tous les individus incapables d'autotomie ont succombé dans la « lutte», les autres seuls ayant survécu? Hypothèse pure, qui n'a même pas pour elle les probabilités, que l'école darwinienne appelle si volontiers à son secours.

Dés lors, que conclure? Envisageant l'ensemble des faits, les conditions dans lesquelles ils se produisent, et leurs résultats, ne sommes-nous pas conduits à dire qu'il ne s'agit nullement d'une « adaptation», d'une disposition morphologique ou fonctionnelle favorisant la vie de l'individu. L'autotomie appartient à la catégorie de ces dispositions nombreuses qui ne donnent à l'individu aucun avantage réel, mais peuvent, éventuellement, lui nuire ; par elle-même, elle ne correspond à aucune condition d'existence définie. Comme toutes les dispositions morphologiques ou

fonctionnelles, elle est la conséquence du métabolisme, c'est-à-dire des échanges de l'organisme avec le milieu. Parmi toutes les dispositions qui s'établissent — nous y reviendrons —, les unes donnent à l'organisme les moyens de vivre dans de bonnes conditions ; ce sont sans doute, les moins nombreuses. Les autres, à des degrés divers, apportent quelque gêne à l'existence : parmi elles, il faut compter l'autotomie ; elle n'a d'autre signification que celle d'une véritable infirmité fonctionnelle.

## CHAPITRE VI

# LA « LUTTE » ET SES AVANTAGES RÉCIPROQUES

Dès la fin du XVIIIe siècle, un botaniste allemand, Sprengel, avait constaté le rôle des insectes dans la fécondation des plantes. Même, il avait remarqué que la fécondation croisée donnait un meilleur résultat que l'autofécondation. Quelques années après, A. Knight affirmait que l'autofécondation prolongée aboutit à la stérilité. Darwin n'a pas manqué d'envisager ces faits au point de vue de la sélection naturelle, et il les a soumis à des recherches prolongées. Puis il a tenté de mettre en évidence l'adaptation réciproque de la plante et de l'insecte liés par l'intérêt de l'espèce. Il s'agit, en effet, pour la plante, de faire souche de descendants, pour l'insecte d'approvisionner son nid, ou de se nourrir lui-même ; la plante sécrète un nectar qui attire l'insecte ; celui-ci s'introduit dans la fleur ; entraînant avec lui des grains de pollen, il les portera dans une autre fleur. Ainsi se pratique une fécondation croisée favorable à la plante. L'adaptation réciproque s'établirait de façons très diverses ; il n'y a pas lieu d'insister sur des interprétations plus ingénieuses que vraisemblables (1). L'avantage pour l'insecte ressort des faits : il prélève le nectar ; le résultat pour la plante demande examen.

L'effet des fécondations croisées ne paraît pas contestable dans un certain nombre de cas. Les graines issues d'un croisement donnent souvent des plantes plus vigoureuses que les graines issues d'une autofécondation. L'avantage, au point de vue concurrence vitale, peut se soutenir.

(1) Voir mon livre *L'Adaptation et l'Évolution*, Paris, Chiron, 1922.

Seulement, il faut se demander si les résultats expérimentaux donnent une image exacte de ce qui se passe dans la nature.

A coup sûr, pour les plantes à sexes séparés, les insectes aident la fécondation, au même titre que le vent. Pour les plantes hermaphrodites, les choses sont plus compliquées. L'insecte, en gagnant les nectaires, bouscule les étamines et, forcément, quelques grains de pollen ainsi détachés tombent sur le stigmate, déterminant une fécondation directe; les effets du vent ne sont pas différents. Souvent, du reste, le pollen, soulevé par le vent ou transporté par un insecte, tombe sur les fleurs voisines de la même plante : parler alors de croisement semble plutôt exagéré. Un cas inverse se produit certainement aussi, celui où le pollen transporté féconde les fleurs d'une plante entièrement différente : parfois un hybride en résulte, sur la valeur duquel, au point de vue concurrence vitale, il importe de faire les plus expresses réserves.

Cependant, Darwin et ses successeurs insistent sur certains cas où le rôle des insectes serait indispensable, celui des orchidées, des aristoloches et des arum.

Le dispositif spécial des Orchidées est tel que l'autofécondation paraît impossible, du moins très difficile, et les insectes assureraient leur persistance. Cependant, il convient de dire que l'autofécondation a été observée dans un assez grand nombre d'espèces ; en conséquence, et en dépit des apparences, le dispositif, vraiment impressionnant, des anthères ne s'oppose pas à la fécondation directe. Que les insectes prennent part à cette fécondation, on doit l'admettre ; que leur intervention soit nécessaire ou simplement utile, on peut en douter. Dans tous les cas, à de très rares exceptions près, les insectes ne tirent aucun bénéfice important de leur action sur la fleur.

Cependant, le cas du trèfle rouge serait encore plus partilier. Sa fécondation croisée serait exclusivement assurée, affirme Darwin, par une seule catégorie d'insectes, les bourdons. Mais ici l'entr'aide se compliquerait étrangement : seuls les bourdons visiteraient le trèfle rouge, les autres abeilles ne pourraient atteindre le nectar. La persistance de la plante dépendrait donc de la persistance des bourdons ; et celle-ci dépendrait du nombre des mulots. « Or, le colonel Newman croit que plus des 2/3 des bourdons

périssent chaque année du fait des mulots qui détruisent leurs nids. » Le même colonel, ayant remarqué que les nids sont plus abondants près des villages et des petites villes, attribue cette abondance au plus grand nombre de chats qui pourchassent les mulots. Ainsi, en dernière analyse, la fécondation du trèfle rouge dépendrait de l'aide apportée par les chats.

En tout ceci, il s'agit de probabilités qui ne résistent pas à l'examen. Sans doute, les fleurs de trèfle enferment-elles étroitement étamines et pistil, ce qui rend l'autofécondation obligatoire en dehors de toute intervention. Mais les bourdons sont-ils seuls capables de transporter le pollen d'une fleur à l'autre. Or, le moindre examen des trèfles et des insectes qui les visitent ne laisse aucune incertitude. Les fleurs du trèfle rouge ne diffèrent pas essentiellement de celles des autres trèfles, notamment de celles du trèfle incarnat : la longueur moyenne des unes et des autres est sensiblement comparable ; et ce sont les mêmes abeilles, y compris l'abeille domestique, qui fréquentent ces plantes. Toutes insinuent leur langue entre l'étendard et la carène, léchant nectar et étamines. La fécondation croisée, supposée nécessaire, serait donc assurée de toutes façons, quelle que soit l'importance de la destruction des bourdons par les mulots. Un doute, d'ailleurs, est permis au sujet de l'attraction que les nids de bourdons exerceraient sur les mulots, et au sujet de la chasse victorieuse que les chats feraient aux mulots. Il est bien connu que les vrais destructeurs des mulots sont des rapaces nocturnes et non les chats.

On ne peut donc accorder à cet exemple la moindre valeur probante. Ainsi que Darwin le fait très justement remarquer, les relations des organismes entre eux sont extrêmement complexes. Cette complexité exige une extrême prudence dans l'interprétation des faits. C'est cette prudence nécessaire que l'on aimerait trouver dans l'œuvre entière de Darwin où, d'une page à l'autre, les « probabilités » deviennent des certitudes.

L'intervention des insectes dans la fécondation des plantes ne fait évidemment aucun doute. Mais que cette intervention ait l'importance et l'intensité qui lui est attribuée, qu'elle aboutisse à une sorte d'ajustement de la plante à l'insecte et de l'insecte à la plante, rien ne le prouve. Force nous est de constater que les efforts d'imagination

des observateurs, pour attribuer une valeur adaptative aux moindres détails de la structure des fleurs, ne font qu'augmenter le scepticisme qui émane de l'ensemble des faits, quant au jeu de la sélection naturelle, dans la fécondation croisée des végétaux.

Mais cela ne veut pas dire que l'action d'un insecte sur une plante ne soit pas, dans certaines circonstances et dans une faible mesure, utile à celle-ci. Assez récemment, M.-L. Verrier (1930) a montré que la production d'une galle procure parfois un léger bénéfice au végétal qui la subit. C'est ainsi que la galle produite sur *juncus conglomeratus* par un hémiptère (*livia juncorum*) provoque un accroissement de l'appareil végétatif. En revanche, et suivant le cas, la même plante subit une castration partielle, voire totale. De même, différents diptères réunis dans le genre *urophora* pondent leurs œufs dans les capitules de composées. Une galle en résulte qui intéresse essentiellement le réceptacle. L'effet produit sur la plante varie suivant le nombre d'œufs pondus et suivant le nombre de larves qui éclosent et se développent. Au début, le développement de la galle favorise la plante : le nombre des fleurs augmente, la maturation des graines est activée. Dans les cas, peu fréquents, d'un nombre considérable de larves, leur action entraîne une castration partielle fort importante. Ainsi, l'agression de la plante par l'insecte donne parfois un résultat favorable tant à l'agresseur qu'à la victime.

Ce ne sont pas, sans doute, des faits isolés. Néanmoins, on ne saurait parler d'entr'aide véritable, d'adaptation. Il s'agit bien plutôt d'un événement occasionnel ne donnant, en toute occurrence, qu'un médiocre bénéfice tant à l'un qu'à l'autre : il n'apporte aucun appui à la théorie de la sélection naturelle.

A ces faits, se rattachent étroitement ceux que P. Lesne (1896) a décrits sous le nom de *phorésie.* Ce terme réunit les cas où un animal s'accroche à un autre animal et, transporté par lui, préléverait pour son compte une partie des aliments que rencontre le porteur. Notamment le diptère *limosina sacra* s'établirait à demeure sur le segment postérieur, le pygidium, d'un scarabée et détournerait à son profit quelques parcelles des substances qu'utilisent ces scarabées. Biro, puis P. de Peyerimoff (1917) rapportent le cas des *desmometopa*, diptères du même groupe, trans-

portés par des prédateurs divers. De mon côté (1924), j'ai observé des *desmometopa* posées sur la patée pollinique remplissant la corbeille tibiale d'une abeille domestique.

Cette dernière observation explique toute la phorésie. L'« adaptation réciproque » supposée des diptères commensaux et de l'hôte qui les tolère n'existe pas. On n'aperçoit d'ailleurs aucun avantage réel ni pour l'un ni pour l'autre. Les *limosina*, comme les *desmometopa* volent normalement, mais ils sont attirés par l'odeur des substances dont se nourrissent leurs hôtes. Les observateurs s'accordent, d'ailleurs, pour dire que *desmometopa* ne s'accroche pas à un asilide sans proie, ni à une abeille sans pâtée. Sans doute, *limosina sacra* paraît se fixer à demeure sur un scarabée qui ne transporte rien ; mais, exploitant des excréments qu'il roule avec le pygidium, il est tout imprégné de leur odeur.

Le cas des triongulins, larve des insectes vésicants, est comparable. Ces triongulins, nous l'avons vu, vivent aux dépens des nids d'abeilles solitaires ; et ce sont ces abeilles mêmes qui les transportent. Stationnant sur les fleurs, les triongulins sont entraînés vers tout insecte qui, se posant dans leur voisinage, détermine de légères secousses à la plante. Parfois l'insecte est une abeille, mais parfois aussi un insecte quelconque. Dans ces conditions, non seulement, il ne s'agit pas d'entr'aide, mais d'un événement à résultat particulièrement aléatoire. Outre qu'il ne procure aucun bénéfice au transporteur, souvent il mène le transporté à la catastrophe. En tout cela, on n'aperçoit rien qui ressemble à la sélection naturelle ; plus aisément, on apercevrait un processus mal réglé. Les conjonctures les plus diverses mènent un triongulin dans un nid d'abeilles ou à la destruction. L'alternative est constante : nul conflit ne s'élève qui puisse mettre en évidence un avantage capable de décider du résultat.

Telle est bien la conclusion qui se dégage de tous les faits relatifs à l'entr'aide sous une forme quelconque : en aucun cas l'entr'aide n'existe. C'est en vain, notamment, qu'on la recherche chez les fourmis. En dépit d'affirmations contraires, les habitants d'une fourmilière vivent indépendamment les uns des autres. Si quelque conflit s'élève entre eux qui mette en question un « avantage », le béné-

fice de cet avantage appartient à un individu pratiquement castré et disparaît avec lui : tout processus de sélection est donc, en fait, éliminé.

Ainsi, des faits si divers en apparence et qui, à vue superficielle, suggèrent l'idée d'une « adaptation réciproque » assurant l'amélioration de leur lignée, on ne saurait rien retenir. Les résultats, heureux ou non, sont occasionnels.

## CHAPITRE VII

## SÉLECTION NATURELLE ET FÉCONDITÉ

Suivant Darwin, la multiplicité des représentants d'une espèce est une condition favorable au jeu de la sélection naturelle. Plus nombreux sont les individus, plus marquée serait la variabilité et plus grandes seraient les possibilités de variations avantageuses (1). Sur les conditions et les causes de la multiplicité, Darwin n'insiste pas. Nombre de naturalistes considèrent que la multiplicité des individus dépend surtout, sinon exclusivement, de la multiplicité des produits sexuels. Constatons simplement que le nombre des descendants immédiats d'un couple varie dans de grandes proportions, considérable pour les uns, très réduit pour les autres, avec tous les intermédiaires. Examinons alors si l'hyperfécondité augmenterait les possibilités de variations capables de donner prise à la sélection naturelle, tout en assurant la persistance de l'espèce. Ainsi, la question se présente sous deux aspects étroitement liés : sélection des meilleurs et leur persistance. Les deux aspects s'accordent, évidemment, avec le système darwinien. S'accordent-ils avec la réalité ?

### 1. — Reproduction surabondante.

Les espèces à grande fécondité sont fort nombreuses ; pour certaines, même, la surabondance atteint des chiffres

(1) *Op. cit.* p. 109.

très élevés. Et l'on n'aperçoit aucune relation entre cette surabondance et les conditions de vie. On a cru, un moment, qu'elle était l'apanage du parasitisme. Certes, parmi les parasites, les exemples d'hyperfécondité sont nombreux. Pour nombre d'entre eux, le cycle évolutif comprend des hôtes intermédiaires et, par suite, des risques de pertes surajoutés.

Cependant, l'abondance a des degrés. C'est ainsi que les coléoptères vésicants (Meloës et cantharides) émettent une quantité d'œufs fort importante, mais très inférieure à celle des trématodes.

Pour tous ces parasites, quels qu'ils soient, les pertes sont considérables. Cependant, rien n'autorise à dire que la surabondance des germes soit en relation de cause à effet avec la vie parasitaire. La fécondité d'animaux très communs en fournit la preuve : les huîtres, les moules et bien d'autres lamellibranches ne sont parasites à aucun moment de leur existence ; ils n'en produisent pas moins une quantité prodigieuse de germes, atteignant et dépassant le million ; échinodermes et annélides, menant une vie libre, sont également très prolifiques.

Dans des proportions très réduites, mais atteignant un chiffre important, il convient de citer bien des poissons osseux et les ganoïdes du groupe des esturgeons. A un degré moindre, divers batraciens anoures pondent des milliers d'œufs. On allongerait aisément la liste.

Alors se pose la double question : l'hyperfécondité est-elle une sauvegarde pour l'espèce? favorise-t-elle le jeu de la sélection?

D'évidence, les pertes subies par les espèces très prolifiques sont considérables. Les larves marines de lamellibranches, d'annélides, d'échinodermes, de crustacés, de poissons mènent une vie libre ; elles appartiennent au plancton, à cet ensemble d'organisme de taille infime qui évoluent en pleine mer. Ils sont alors la proie d'animaux variés, qui en consomment de très grandes quantités. De même en est-il pour les animaux d'eau douce. Les têtards de batraciens anoures, par exemple, servent de pâture aux poissons, à certains insectes. Les œufs même sont la proie de tritons, qui en font une importante consommation.

Les larves de parasites — aquatiques ou terrestres — sont soumises, pendant leur temps de vie libre, aux mêmes

causes de destruction. Et à ces causes s'ajoutent celles qui les conduisent vers un hôte impropre à leur développement ; tel est le cas des triongulins dont nous avons déjà parlé : fréquemment, le plus fréquemment peut-être, le triongulin s'accroche à un insecte sur lequel il mourra. Le nombre des individus ainsi perdus l'emporte certainement de beaucoup sur celui des individus qui rencontrent des conditions favorables. Rappelons encore le cas des larves d'*oncodes*.

En d'autres cas, les circonstances entraînent les femelles à pondre dans des conditions qui aboutissent, automatiquement, à des pertes considérables. Par le simple effet des influences qui les mènent, les femelles d'éphémères déposent leurs œufs de telle sorte que tout développement est impossible. Alors que ce développement ne s'effectue que dans l'eau, souvent il arrive que des essaims de femelles viennent évoluer à quelque distance, parfois à grande distance des cours d'eau où elles se sont développées. Elles laissent alors choir leur paquet d'œufs sur le sol, sec ou humide : chaque paquet contient, suivant les espèces, de 200 à 2 000 œufs. Plusieurs auteurs ont signalé ces pontes aberrantes. On appréciera l'importance des pertes ainsi subies par les éphémères, si l'on constate, avec J.-R. Denis et Paris, que *polymitarcis virgo* fournit jusqu'à 10 tonnes de manne sèche sur une longueur de rivière de 15 kilomètres : ce sont des myriades de femelles qui tombent sur le sol avec leurs œufs.

En tout état de cause, qu'il s'agisse d'organismes aquatiques ou d'organismes terrestres, une précision s'impose : à aucun moment rien ne se passe qui ressemble à une lutte, quelle qu'en soit la forme : les organismes du plancton sont avalés sans effort et sans possibilités de résistance ; et de même en est-il des œufs ou des jeunes têtards de batraciens. Quant aux larves de vésicants ou d'oncodes, elles meurent d'inanition : parmi celles qui réusissent comme parmi celles qui périssent rien ne permet de discerner les plus aptes.

Les conditions ne diffèrent pas essentiellement quand les femelles pondent de telle sorte que la perte d'une proportion d'œufs fort importante soit fatale. Certaines mouches, très prolifiques, en fournissent la preuve. Les unes déposent leurs œufs sur des plantes diverses, et ces œufs ne se déve-

lopperont que s'ils sont avalés par un hôte convenable ; les autres pondent directement sur l'hôte, mais le résultat n'est pas meilleur. On concevrait, pourtant, que, passant d'une victime à l'autre, la femelle dépose un œuf sur chacune d'elles et n'en dépose qu'un. Les pertes seraient ainsi réduites à celles que subirait l'hôte lui-même. Voici par exemple une mouche que j'ai observée pondant sur des larves de criocères éparses sur les rameaux d'un pied d'asperge. Comme attachée à ce lot de larves, la mouche passe de l'une à l'autre, déposant un œuf sur le tégument de chacune d'elles. Après chaque ponte, elle s'éloigne et aborde une autre victime. Tournant et retournant, la mouche revient là où elle a déjà pondu : finalement, certaines larves portent 5 à 6 œufs, tandis que quelques autres sont indemnes.

Les conséquences sont fort claires. A de rares exceptions près, les œufs du diptère éclosent, les jeunes larves, perforant le tégument, s'introduisent à l'intérieur de l'hôte et s'emploient à le dévorer. Mais si sa substance suffit pour nourrir un parasite, peut-être deux, elle ne suffit pas pour en nourrir davantage. C'est alors, nous l'avons vu, un conflit à l'intérieur de l'hôte. Et si ce conflit laisse un survivant, il n'en laissera évidemment qu'un (1) : sera-t-il le meilleur ?

Ainsi, placée dans des conditions favorables à la limitation des pertes, une femelle dépose ses œufs de telle sorte que la majorité d'entre eux ne donne aucun résultat utile. Le nombre d'œufs que pond cette femelle importe peu. Quel qu'il soit, ce nombre dépasse, et de beaucoup, les possibilités de rencontrer l'hôte convenable : même la femelle qui, en apparence, « dirige » sa ponte, la « dirige » si mal que, tout en plaçant ses œufs dans les conditions les meilleures, elle les place, en réalité, dans les pires conditions : sa fécondité apparaît alors comme la manifestation brutale d'une grave imperfection.

## 2. — Espèces rares et espèces communes.

Telle est bien la conclusion qui paraît se dégager de l'ensemble des faits évoqués. Cependant, lorsqu'on envisage la généralité des organismes, force est bien de constater

(1) Voir p. 29.

que certaines espèces paraissent représentées par un très grand nombre d'individus, tandis que d'autres ne semblent représentées que par un nombre restreint. Telles sont les apparences. Certaines espèces jouiraient-elles d'un moyen de défense efficace ? de l'extrême abondance des germes résulterait-il la survivance d'un grand nombre d'individus particulièrement doués ? Certaines autres, moins favorisées par les moyens de défense, se trouveraient-elles réduites à un petit nombre d'individus ? Ainsi se résoudrait la question des espèces « communes » et des espèces « rares ».

Pourtant il ne semble pas que telle soit la solution.

Parmi les plantes, chacun connaît la pâquerette. Elle vit partout, dans les régions les plus diverses. Cependant elle ne possède aucune particularité spéciale capable de la mettre à l'abri des agresseurs, quels qu'ils soient. En revanche, chaque pied fournit un nombre considérable de graines qui assurent sa pérennité aussi bien que sa dispersion, en dépit de pertes, certainement considérables. Que signifie cette large extension et cette abondance, sinon que la pâquerette trouve un peu partout des conditions d'existence satisfaisantes ?

Bien des plantes qui retiennent moins l'attention, la calamenthe officinale, par exemple, sont tout aussi répandues. et de façon sensiblement uniforme.

En revanche, d'autres plantes vivent par pieds isolés, ou par touffes très localisées. Telle une labiée, la sarriette des montagnes. Elle forme des touffes d'individus vigoureux, produisant des graines en grand nombre : la touffe cependant persiste, mais ne s'étend pas.

L'opposition de ces espèces, les unes très « communes », les autres plutôt « rares », mais fructifiant avec une abondance comparable, est fort suggestive. Pour les unes comme pour les autres, les graines qui se perdent sont en nombre considérable : l'extension des unes, la limitation des autres implique sûrement tout autre chose que la quantité de graines émises, ou la gravité des pertes subies : n'impliquerait-elle pas une différence marquée dans les conditions d'existence ? Ni les unes ni les autres ne présentent de particularités qui les mettent à l'abri des causes destructives ; néanmoins elles ne paraissent pas avoir d'agresseurs nombreux et agissants. Ne faudrait-il pas envisager les conditions générales de leur existence, toutes les influences

capables de favoriser les échanges nutritifs ou de leur nuire. La multiplicité des graines n'intervient pas ; et rien n'indique que les individus, nombreux ou rares, qui persistent soient précisément issus des graines les plus résistantes. En définitive, on n'aperçoit rien qui évoque le jeu d'une sélection s'exerçant sur un grand nombre. Des graines tombent ici ou là, dans des conditions favorables ou non pour l'une quelconque d'entre elles. Qui n'a vu une plante prendre racine dans une fente de rochers et végéter jusqu'à l'épuisement d'une faible quantité de terre accumulée ? Ne connaît-on pas les plantes « rudérales » ? Elles donnent une indication précise : quelle que soit l'abondance de graines qu'elles produisent, elles croissent et se développent, de façon presque exclusive, sur les décombres ou les vieux murs, aux dépens des matériaux utilisés pour la fabrication du mortier.

Les animaux fournissent des données du même ordre, en divers sens.

L'aire de dispersion d'un certain nombre d'entre eux est, pourrait-on dire, sans limites. La Piéride du chou vit en toutes régions où pousse une crucifère capable de nourrir sa chenille. De même en est-il de bien d'autres lépidoptères. En revanche, certaines espèces paraissent rares ; en fait elles ne sont que localisées. Le cas des localisations verticales est particulièrement expressif : alors que leur plante nourricière croît un peu partout, les chenilles, et les papillons qu'elles donnent, vivent exclusivement à une certaine altitude, variable avec la latitude. Tel est le cas du *parnassius apollo*. L'observateur qui monte dans un chemin des Alpes ou des Pyrénées aperçoit, à un moment donné, des exemplaires, souvent nombreux, de cette espèce, alors qu'il n'en apercevait pas un seul quelques mètres plus bas. Cependant, les plantes nourricières de la chenille, notamment les saxifrages, poussent aux niveaux inférieurs. Aucune barrière appréciable n'apparaît à l'œil humain.

J'ai constaté une localisation comparable pour une zygène (*zygaena occitanica*). La chenille vit aux dépens d'une papilionacée qui croît abondamment, aussi bien dans la vallée que sur les pentes. D'ailleurs, en captivité, on nourrit aussi bien cette chenille avec des feuilles d'une autre papilionacée, le *lotus corniculatus*. La question alimentaire ne se

pose donc pas plus pour la zygène que pour l'appollo. Cependant, dans les régions où je l'ai observée, la chenille ne vit qu'à partir de 400 m d'altitude, environ ; le papillon lui-même ne descend pas dans la vallée ; il y est, en tous cas, exceptionnel et fait, à ce niveau, figure d'espèce rare.

Pour l'ensemble de ces cas, et des cas analogues, il faut évidemment envisager les conditions de moyenne thermique, de la durée d'insolation et d'autres influences d'une analyse particulièrement difficile.

En d'autres cas, les conditions sont plus facilement appréciables. C'est ainsi que le parallèle entre deux espèces de criquet donne des indications fort instructives. L'œdipode à ailes bleues (*Œdipoda caerulescens*) ou sa variété à ailes rouges (*Œ. miniata*) se rencontrent partout, souvent en grande abondance. Au contraire, *sphingonotus caerulans*, très voisin d'aspect, donne, au premier abord, l'impression d'une bête rare. Or, dans certaines conditions, relativement précises, on la rencontre, sans difficulté. Je l'observe, notamment, dans une zone de montagne sur une longueur de 50 m environ et sur une largeur d'une dizaine de mètres. Cette étroite localisation dépend, à n'en pas douter, d'une question de température. L'aire si étroite dans laquelle ce criquet évolue correspond à un affleurement de grès ; dans ce segment du sentier et ses environs immédiats, directement exposés au sud, l'élévation de la température du sol et de l'air ambiant est nettement sensible. On ne saurait douter que la localisation du *sphingonotus* dans cette aire étroite ne soit liée à cette influence thermique : de nombreux individus y demeurent, comme si une barrière matérielle les retenait.

Un autre exemple, non moins précis, est fourni par un staphylin, *dianoüs caerulescens*. Ce coléoptère peut passer pour une espèce rare ; mais, en réalité, sa fécondité et le nombre de ses représentants ne le cèdent en rien à celles d'autres espèces. Seulement, il vit dans des conditions très spéciales, et relativement peu fréquentes, de température et d'humidité. Il vit, en effet, dissimulé dans la mousse, ou tous autres végétaux formant tapis sur les bords immédiats des ruisseaux exposés au soleil et constamment arrosés par les embruns de petites cascades ou leurs équivalents. Dans ces conditions, l'espèce est représentée par de nombreux individus. D'un certain point de vue,

*dianoüs caerulescens* est rare, mais là où les exigences de son métabolisme sont satisfaisantes, il est une espèce commune.

En définitive, la répartition d'une espèce dépend bien plutôt de ses conditions de vie que de sa capacité de reproduction. Cette limitation, comme cette extension, sont clairement suggérées par les tableaux que Martin et Rollinat ont dressé touchant la fréquence des diverses espèces de vertébrés dans la France centrale. Il en ressort que certaines espèces sont rares ici, absentes là et communes ailleurs, tandis que d'autres sont communes partout. Parmi les batraciens, par exemple, tandis que le triton palmé et le triton crêté sont uniformément répandus dans les onze départements envisagés, le triton marbré est commun dans l'Indre, la Haute-Vienne et la Creuse, rare dans la Vienne, l'Indre-et-Loire, le Loir-et-Cher et l'Allier, absent dans la Cher, la Corrèze, le Puy-de-Dôme et la Nièvre. Quant au triton ponctué, commun dans le Loir-et-Cher, assez commun dans l'Indre-et-Loire, il est rare dans l'Indre, la Vienne, Haute-Vienne, le Cher, la Creuse, le Puy-de-Dôme et l'Allier ; il manque dans la Corrèze et la Nièvre.

Les relevés faits pour les oiseaux donnent des résultats très analogues : le courlis cendré, commun dans l'Indre, assez commun dans le Cher, le Loir-etCher et l'Indre-et-Loire, est rare dans les sept autres départements.

Ces exemples suffisent. Ils expriment clairement que les espèces dites « communes » sont, avant tout, les espèces répandues d'une façon plus ou moins uniforme ; les espèces dites « rares » sont les espèces localisées, parfois de façon très étroite. Les causes de ces différences de dispersion ne tiennent pas à la quantité de germes émis ; les espèces localisées produisent, en bien des cas, tout autant que les espèces à large dispersion. Si l'on compare, par exemple, la calamenthe officinale, commune partout, à la sarriette des montagnes, étroitement localisée, on se rend compte que les deux labiées produisent autant de graines l'une que l'autre. Et la même opposition n'existe-t-elle pas parmi les oiseaux ? le moineau, répandu comme on sait, ne produit pas plus d'œufs que telle autre espèce, infiniment moins répandue.

Or, il ne semble pas douteux que les pertes soient équivalentes pour les uns comme pour les autres. Les espèces à grande fécondité donnent prise à tous les agresseurs, à

toutes les épidémies ; leurs pertes sont numériquement considérables. Et rien n'autorise à penser qu'un choix quelconque s'établisse : les pertes touchent aussi bien les « aptes » que les « inaptes ». Il n'est pas question de sélection.

## 3. — **Reproduction réduite.**

Mais, en regard des espèces à grande fécondité, il faut considérer aussi les espèces à reproduction limitée. Il en existe dans tous les groupes. Pour elles se pose la question : la limitation de leur fécondité en fait-elle des espèces rares ? Certainement non.

Le groupe des hyménoptères prédateurs, pompiles, ammophiles, sphex, pélopées, donne à cet égard une indication précise. La femelle de l'une quelconque de ces espèces dépose un seul œuf par victime : chaque ponte implique une manœuvre longue et compliquée : rencontre d'une proie déterminée, sa capture, la confection d'un terrier ou d'un nid, le transport de la proie, la fermeture du nid. A elle seule, la rencontre d'une proie nécessite un va et vient qui peut se prolonger pendant plusieurs heures. Et comme la vie de l'insecte ne dépasse guère deux à trois semaines, sa ponte totale est forcément fort réduite. Cependant, aucun de ces insectes ne peut passer pour appartenir à une espèce rare.

Les tritons, parmi les batraciens, n'émettent qu'un petit nombre d'œufs ; plusieurs d'entre eux, cependant, sont communs un peu partout.

Le cas des oiseaux est, peut-être, le plus remarquable. La grande majorité pond de quatre à six œufs ; ce nombre se réduit à deux à trois pour quelques-uns, à un seul pour quelques autres. Cependant pareille réduction n'empêche pas ces espèces d'être représentées par un grand nombre d'individus, les uns répandus un peu partout, tels le moineau franc, la pie, l'hirondelle, et d'autres plus ou moins localisés, tels les mouettes et, tout spécialement, l'albatros et le pingouin.

## 4. — Sauvegarde et sélection?

Certes, le nombre des individus de ces diverses espèces d'oiseaux, de batraciens ou d'insectes n'est en rien comparable au nombre des individus de plusieurs lamellibranches, huîtres, moules, etc. Cependant, ces espèces à fécondité réduite persistent, représentées par un nombre fort appréciable d'individus. Leur nombre, comparativement faible, les met-il à l'abri de pertes importantes ? Au premier abord, en effet, on ne conçoit pas de commune mesure entre la destruction massive des larves de lamellibranches, d'annélides, de crustacés, et les pertes légères subies par les oiseaux, les hyménoptères prédateurs, les batraciens et bien d'autres organismes. L'opposition des chiffres est saisissante. Mais ces chiffres ne doivent pas être envisagés en valeur absolue ; l'essentiel est de rechercher leurs conséquences. Or, plus est grand le nombre des individus, plus grandes sont les possibilités de rencontre de conditions multiples, favorables pour les uns, nuisibles pour les autres, indifférentes pour d'autres encore. Et n'apparaît-il pas alors, en toute évidence, que les pertes sont proportionnelles ? Même, si la grande fécondité manifestait une particularité, ne serait-ce pas de donner bien plus de prise aux épidémies qu'une fécondité réduite, voire très réduite ?

En définitive, nous n'apercevons pas l'avantage que procurerait la fécondité, quel qu'en soit le degré. Les destructions considérables qu'elle entraîne sont indépendantes des aptitudes particulières des individus : aucune sélection ne se produit. Les individus qui persistent comme ceux qui disparaissent sont quelconques.

En aucune façon, dès lors, la grande fécondité ne concourt à améliorer une espèce ; elle ne concourt pas plus qu'une fécondité réduite à la « sauvegarde » de l'espèce. La preuve en est que les espèces à très faible fécondité persistent et se multiplient. Le résultat le plus clair d'une hyperfécondité est d'entraîner une dépense d'énergie considérable. Tout le travail de production des éléments sexuels, du développement des embryons et des jeunes s'effectue en pure perte : c'est une dépense qui ne comporte aucune compensation.

## CHAPITRE VIII

# LE CONTENU DU SYSTÈME DARWINIEN

De l'étude critique à laquelle nous venons de nous livrer ne se dégage-t-il pas une conclusion solide sur la réalité de la concurrence vitale, du moins sur sa généralité ?

Nier qu'une concurrence oppose parfois des individus de même espèce ou d'espèces différentes, reviendrait à nier des faits indéniables. L'essentiel est de savoir si ces faits traduisent un phénomène général, commun à tous les organismes, ou représentent des incidents particuliers — voire occasionnels — propres à certains organismes.

Envisagés de ce biais, la concurrence apparaît avant tout comme un phénomène spécialement marqué chez les hommes, se ramenant, pour d'autres organismes, à des conflits nés de circonstances relativement peu fréquentes. Et, précisément, le système de Darwin attribue à l'ensemble des animaux et des plantes ce qui appartient plus spécialement à l'homme, mené par des appétits multiples et divers. Sans doute, ces appétits touchent-ils aux nécessités de la vie matérielle ; mais ils touchent aussi aux désirs variés, besoin de dominer ou de paraître, d'accaparer et de posséder au delà de toute mesure. Rien de tel n'existe chez les autres animaux ; ils ne manifestent aucun de ces sentiments source de compétition. Celle-ci ne se produit, quand elle se produit, que sous l'influence de besoins alimentaires ou d'excitations sexuelles.

Chez l'homme, la vie sociale facilite et provoque les compétitions, elle détermine la manifestation des réactions égoïstes. Or, l'analyse des faits sociaux chez les animaux ne

met en évidence rien d'équivalent. Chaque individu vit pour soi, comme l'homme lui-même, mais à l'encontre de l'homme, il ignore son voisin, de sorte que la compétition ne s'exerce que de façon épisodique. A cet égard, les bandes de criquets pèlerins fournissent un exemple remarquable. Liés par une attraction réciproque, des centaines d'individus forment de véritables groupes sociaux : ils vivent ensemble et, constamment, se déplacent ensemble. Quand l'un de ces groupes s'abat sur un champ, chaque individu mange pour son compte sans s'occuper des voisins. Et lorsque tout est détruit, le groupe entier s'envole. Il recommencera plus loin. Appellerons-nous compétition le fait d'exploiter de concert le même champ ? Certes, la destruction du champ est d'autant plus rapide que le nombre des criquets est plus grand ; cependant aucun d'eux n'est, en raison de ce nombre, privé de nourriture ; ce qu'ils cessent de trouver ici, ils le trouveront plus loin. Parler de concurrence serait pousser un peu loin la métaphore : il s'agit, simplement, d'une vie en commun avec ses aléas.

De même en est-il en bien d'autres circonstances. Les mouettes volent en bandes au-dessus de la mer, chassent de concert. En dépit d'une observation prolongée, je n'ai pu constater le moindre conflit. Et nul non plus n'en constate entre les abeilles, les guêpes ou les fourmis. Quand une abeille ou une guêpe s'abat sur une fleur déjà occupée, parfois les deux individus butinent de concert ; parfois aussi l'arrivée de l'une détermine le départ de l'autre ; et celui-ci continue sa récolte sur une fleur voisine. Quant aux fourmis, si deux ou trois d'entre elles s'attaquent à la même proie, ce sont, le plus souvent, des individus de la même fourmilière, qui ne tirent de leur besogne aucun profit personnel.

La concurrence jouerait-elle mieux entre les animaux menant une vie solitaire ? Carnassier ou phytophage, chacun va où les circonstances le mènent, regardant ou flairant. La rencontre d'une proie, plus ou moins fréquente, entraîne des randonnées souvent fort longues. Lorsque la rareté devient extrême, ces animaux étendent leur régime, et si la famine s'installe, rien ne permet de dire quels sont les individus qui résisteront le mieux ; les circonstances les plus inattendues interviennent, qui portent secours à

l'un quelconque de ces animaux. Et ne serait-ce pas abuser des mots que de considérer comme un équivalent de la « lutte » le temps passé à « la recherche » des aliments ?

Assurément, bien des animaux solitaires ne supportent pas le voisinage d'un individu de même espèce. S'agit-il d'éloigner des concurrents ? Une truite, par exemple, se précipite sur toute autre truite qui passe à courte distance ; elle fait le vide dans une zone assez étendue : elle a, dit-on couramment, chasse gardée. L'interprétation est plausible : serions-nous donc en présence d'une manifestation de concurrence vitale ? Or, si plausible que soit l'interprétation, rien ne prouve qu'elle soit exacte. D'autres animaux se conduisent de la même manière, alors que la question alimentaire ne se pose pas. Tel est le cas, nous l'avons vu, de la chenille d'*olethreutes oblongana* ou de *myeloïs cribrella* qui ont terminé leur croissance et ne se nourrissent plus. Tel est aussi le cas des pagures qui ne se supportent guère les uns les autres. Même, quand ils se rencontrent, ils se livrent à de furieux combats. Souvent, après la bataille, on trouve l'un des deux hors de sa coquille, vivant, mais plus ou moins mutilé : cependant ils ne se mangent pas entre eux, aucun enjeu ne les excite ; il ne s'agit donc pas de compétition. En revanche, on les aperçoit, en liberté au fond de l'eau, attirés en foule par des débris de chair : à ce moment, côte à côte, ils ne se battent plus, alors que, précisément, la compétition paraît immédiate et certaine.

A l'opposé, d'autres animaux solitaires se comportent de façon toute différente. Fréquemment on rencontre, au fond d'une coquille occupée par un pagure, un annélide (*nereilepas fucata*) qui mène habituellement là une vie solitaire. Parfois, cependant, un second individu pénètre dans la même coquille, dont il gagne, lui aussi, le fond. Or, loin de refouler le nouveau venu, le premier occupant cède la place : il s'enfonce et se tasse à l'extrême fond de la coquille. Il demeure là, indéfiniment, perdant toute possibilité de s'alimenter. Ce mode de comportement n'implique nullement une différence d'« aptitude » entre les deux individus, il s'agit simplement d'une différence dans les réactions ; celles des nereilepas sont inverses de celles des olethreutes. Cette différence n'a rien à voir avec une compétition entre individus de même espèce. Sur l'origine et le sens de cette

différence, nous ignorons tout : l'erreur consiste à imaginer une explication tenant lieu de fait observé.

En définitive, l'hypothèse d'une compétition habituelle et continue entre individus de même espèce ne trouve pas confirmation dans l'analyse rigoureuse des faits. On ne saurait non plus parler de « lutte » quand on envisage les relations d'organismes d'espèces différentes vivant aux dépens les uns des autres. Le phytophage n'éprouve guère de difficultés à trouver sa nourriture : le végétal ne lui oppose aucune résistance. Insectes, limaces ou escargots n'en opposent pas davantage à l'insectivore, mammifère, oiseau, batracien. Tous ces animaux se déplacent, menés par des influences diverses ; ils happent ce qu'ils rencontrent, sans combat. Et à quel moment les mollusques divers lutteraient-ils ? libres ou fixés, ils saisissent ce que le flux apporte, à la manière des polypiers, des actinies diverses, à la manière des plantes prenant l'air, la lumière et les substances que l'eau véhicule.

Certes, les carnivores proprement dits éprouvent quelques difficultés quand la victime réagit avec vigueur. Et si la victime réussit à se dégager, en faut-il conclure qu'elle possède un moyen spécial de défense, marque d'une aptitude particulière ? Ne serait-ce pas, bien plutôt, que les multiples incidents d'un combat ne sont pas tous favorables à l'agresseur ?

En vérité, compétition et concurrence vitale sont des manières d'être spécialement humaines. En dehors de l'humanité, lutte et concurrence sont des faits occasionnels. Dès lors s'effondre toute la série des prétendus « moyens de défense », dont le caractère anthropomorphique ne saurait être discuté. Pour les généraliser à l'ensemble des organismes, il n'a pas fallu moins que l'influence constante, et puissante, d'un préjugé masquant les faits essentiels : rôle des organes des sens, attaques insidieuses, prélèvements partiels, tolérance des victimes.

Visuel avant tout, l'homme accorde cette qualité à l'animalité tout entière. Or, nous sommes loin de compte : quand la vision joue, d'un animal à l'autre elle diffère par l'acuité, par le pouvoir séparateur, par l'appréciation des couleurs. De plus, et surtout, les autres organes des sens interviennent, suivant les cas nous l'avons vu, de façon plus ou moins marquée et souvent décisive.

Au surplus, la question du régime alimentaire domine, et de loin. Ce point est essentiel : chaque organisme a un régime déterminé, plus ou moins étendu, toujours limité. Quand nous attribuons à telle ou telle disposition la valeur de moyen de défense, nous ignorons à quoi ou à qui s'oppose la défense. Or, les faits prouvent le rôle déterminant du régime alimentaire ; il prouvent que tout organisme, si bien défendu paraisse-t-il, subit cependant l'attaque d'autres plantes ou d'autres animaux. Et nous constatons aussi que les organismes auxquels nous attribuons un moyen de défense n'appartiennent pas au régime alimentaire d'agresseurs supposés. Peu nous chaut que nous ne distinguions pas une sauterelle d'apparence « feuille-morte » ; qu'un végétal soit garni d'épines ou excrète une sécrétion irritante : ils n'entrent pas dans notre régime ; mais ils entrent dans le régime d'autres organismes que la coloration ne trompe pas, indifférents aux épines ou aux sécrétions.

Pourtant, si certaines apparences créent, pour l'homme, des confusions, des confusions analogues ne s'établiraient-elles pas pour d'autres animaux ? N'y aurait-il pas mimétisme, homochromie, dispositions diverses capables de donner le change ? L'affirmative ne fait point doute. Mais, quelles que soient les confusions qui puissent se produire, l'essentiel est de savoir si l'organisme « victime » de la confusion perd un élément de son régime alimentaire.

Or, si limitée que soit, à cet égard, notre documentation, nous possédons cependant quelques faits précis. Nous avons vu (p. 117), que les lucilies attirées par l'odeur de chair morte, le sont également par celle des chénopodes. En conséquence, la mouche pond aussi bien sur les feuilles que sur la viande : les œufs éclosent sur la plante, mais les larves ne s'en nourrissent pas et meurent. On cite bien d'autres cas d'« erreurs » comparables. On en trouverait sans doute pour la vision, et pour d'autres organes des sens. Peut-être, à ce propos, faut-il rappeler que les araignées tisserandes, attirées par les vibrations mécaniques, quelle qu'en soit l'origine, viennent vers les branches d'un diapason vibrant, elles les entourent de soie, et leurs yeux ne les mettent pas à l'abri de l'erreur. De même, les triongulins, les larves d'oncodes s'accrochent au premier insecte qui passe, et de fréquentes confusions se produisent, constamment fatales.

L'erreur n'est pas grave pour les araignées ; elle nuit, sans conteste, aux triongulins et aux larves d'oncodes. Pour eux, aucune discrimination ne s'établit entre une excitation qui leur serait utile et une autre qui leur sera nuisible. Cependant, aux excitations issues de vibrations mécaniques, d'autres pourraient s'opposer. A défaut de la vision, l'olfaction, souvent d'une extrême sensibilité, interviendrait utilement. Or, suivant toutes probabilités, l'odeur que dégage une proie véritable n'est pas celle d'un diapason ; l'odeur qui émane d'un mellifère, hôte des triongulins, n'est pas celle d'un diptère ou d'un coléoptère. Mieux encore : tous les mellifères n'émettent pas une odeur comparable. Si donc, les larves des vésicants subissaient simultanément l'action des vibrations et celle d'une odeur déterminée, le résultat serait pour elles infiniment meilleur. De même en serait-il pour les larves d'oncodes, si l'émanation odorante des araignées s'ajoutait à l'ébranlement mécanique.

En fait, celui-ci joue seul pour ces divers animaux ; il entraîne toutes les catastrophes, pour les meilleurs comme pour les pires.

Des confusions, analogues ou différentes, se produisent sûrement en diverses circonstances. Nuisibles ou indifférentes, nous n'avons aucun moyen de savoir si, parmi elles, il en est qui soient un avantage : n'est-ce pas, précisément, sur la discrimination des influences attractives qu'auraient dû s'établir une sélection véritable ? la thèse darwinienne, en tout ceci, ne trouve aucun appui, bien au contraire.

Dès lors, qu'adviendra-t-il de la thèse dans son ensemble ? Elle repose précisément sur les progrès qu'assurerait la compétition en favorisant le plus habile, le mieux armé ou le mieux défendu. L'évolution aboutirait ainsi à transformer chaque organisme en arsenal ou en forteresse, à le camoufler d'une façon ou de l'autre, les plus faibles imitant les plus forts. Cependant, les progrès de la défense n'auraient-ils pas rendu illusoire toute tentative d'attaque ? à moins que les progrès de l'attaque n'aient finalement abouti à la destruction des victimes successives ? les agresseurs ne se trouveraient-ils pas alors réduits à se manger entre eux, d'où résulterait, en fin de compte, la destruction totale des organismes victorieux.

Là réside l'une des difficultés essentielles que soulève le système. L'exemple des gastéropodes nus, limaces et nudi-

branches, en exprime une autre, non moins importante. Que ces mollusques aient perdu leur coquille ou ne l'aient pas acquise, la question reste la même : où est l'avantage capable de donner prise à la sélection ? Dans l'hypothèse où la coquille constitue une protection, sa disparition, brusque ou lente, rend l'animal particulièrement vulnérable. Sans doute avance-t-on que les nudibranches auraient acquis des organes urticants compensateurs. Mais, nous l'avons vu, ces organes n'arrêtent ni les commensaux, ni les agresseurs que ces mollusques attirent. Quant aux limaces, elles ne possèdent aucune particularité qui suggère l'idée d'un avantage « compensateur ». Elles ne sont ni plus ni moins vulnérables que les autres gastéropodes terrestres : les carabes, les lézards, les hérissons notamment en font leur proie.

Au demeurant, l'hypothèse de la substitution, brusque ou ménagée, d'un « moyen de défense » à un autre ne se soutient pas ; et l'on s'étonne que ces êtres désavantagés, ou supposés tels, aient pu survivre et se multiplier, en dépit d'une « inaptitude » qui devrait les rendre particulièrement vulnérables dans la prétendue lutte universelle.

Ceci nous mène à envisager la question dans toute son ampleur : comment l'évolution pourrait-elle vraiment se dérouler si le développement de défenses, d'avantages variés étaient ses éléments fondamentaux ? L'intérêt de ces défenses, de ces avantages consisterait surtout à mettre l'organisme à l'abri des agresseurs qu'il attire. Or, la preuve est faite que les cuirasses les plus fortes, les armes les plus dangereuses, les poisons les plus violents, les subterfuges les plus habiles sont impuissants contre des ennemis fortement attirés par leurs proies habituelles. En aucun cas ne joue la question du plus apte : les espèces qui ne disparaissent pas doivent leur persistance à tout autre chose.

Force est bien alors de prendre la « lutte universelle » au sens métaphorique et de considérer comme « ennemis » toutes les influences qui s'exercent sur les organismes, d'attribuer la signification de « lutte » au jeu normal des organes ou aux réactions à l'ensemble des influences du milieu. Que Darwin se soit réfugié dans la métaphore, cela n'indique-t-il pas qu'il sentait la faiblesse de son système ?

Au demeurant, le système darwinien repose au point de départ, sur une erreur fondamentale : l'assimilation de la

sélection naturelle à la sélection artificielle. Entre les deux n'existe aucune commune mesure. L'éleveur recherche le caractère avantageux pour l'usage de l'homme ; mais l'organisme lui-même n'en tire aucun bénéfice. Or, bien au contraire, c'est précisément au bénéfice de l'organisme que la sélection naturelle hypothétique retiendrait telle ou telle disposition ou tel mode de fonctionnement. Mais, tandis que l'éleveur fait un choix judicieux, Darwin apprécie la valeur des « caractères » qu'il observe en fonction des besoins qu'il attribue à l'organisme considéré. Pour tout critère, il se borne à constater la persistance de cet organisme. Et en définitive, son interprétation repose sur l'hypothèse initiale que vivre est une lutte incessante des êtres les uns contre les autres et l'ensemble des influences extérieures. Pour soutenir cette hypothèse Darwin n'avance que d'autres hypothèses, et des observations superficielles, passant de bouche en bouche et acceptées sans contrôle. Tout montre combien est inexact ce transfert des conditions de la vie sociale de l'homme à la vie de l'ensemble des organismes.

Dès lors, le problème de la vie et de la mort des espèces demeure entier. Car, sans conteste, l'interdestruction règne parmi les animaux et les plantes. Bien des espèces se sont éteintes au cours des âges ; même, la disparition de certaines d'entre elles est de date récente. Les quelques remarques de cet ordre indiquent bien que les disparitions demeurent un fait constamment actuel.

En revanche, un nombre immense d'autres espèces persistent, soit qu'elles se maintiennent simplement, soit qu'elles se multiplient : il reste à rechercher les conditions et les causes de la disparition des unes comme de la persistance des autres.

# DEUXIÈME PARTIE

# CONDITIONS DE PERSISTANCE OU DE DISPARITION

## CHAPITRE PREMIER

## POSITION DU PROBLÈME

Constater que le système darwinien ne donne pas la solution du problème laisse le problème entier : quantité d'organismes subissent chaque jour l'attaque d'autres organismes ou l'effet nocif de variations du milieu extérieur. Sans doute, certains sont-ils simplement mutilés, et parfois faiblement, par un prélèvement partiel ou un accident, tandis que d'autres périssent ; de toutes façons des pertes s'ensuivent. Mais quelle que soit leur importance, elles n'aboutissent pas à l'extermination d'espèces. Et puisque nous rejetons comme contraire aux faits, l'idée de la survivance du plus apte, nous devons rechercher où sont et que sont les influences qui dominent et mènent l'interaction des organismes.

### 1. — L'adaptation.

Ce n'est pas à dire que toute disposition morphologique ou tout mode de fonctionnement soit incapable de jouer un rôle dans la persistance d'une espèce déterminée. Mais il importe de s'entendre à ce sujet. Cela revient à nous demander ce que représentent la forme d'un organe et son mode de fonctionnement dans les relations des organismes entre

eux et avec l'ensemble des conditions extérieures. Ne nous méprendrions-nous pas sur leur véritable signification? Et notre méprise ne consisterait-elle pas à tenir forme et fonctionnement comme « adaptés » à certaines conditions d'existence ? Peut-être convient-il donc de préciser ce qu'il faut entendre par « adaptation ».

C'est un processus infiniment complexe, qui comporte deux phases principales distinctes.

La première correspond à la période où l'individu, à l'état d'œuf fécondé et en cours de développement, tire l'essentiel de ses ressources alimentaires de l'organisme maternel, par relations directes ou substances accumulées dans l'œuf. Dans tous les cas, directement ou non, il subit l'action des influences extérieures.

Dès le moment où il est fécondé, l'œuf possède un état physico-chimique — un état constitutionnel — qui lui est propre. Cet état dérive à la fois de celui de ses ascendants immédiats et des incidents survenus durant la période de sa formation et de sa fécondation.

Mais l'essentiel provient évidemment de ses ascendants. Ceux-ci ont vécu dans des conditions favorables ; ils ont donné naissance à des produits sexuels capables de se développer : c'est dire que leur nutrition, — leur métabolisme — s'est effectué de façon suffisante, et telle que la qualité et la quantité des matériaux qu'ils ont reçus de l'extérieur étaient au moins égale à celles des déchets de leur nutrition. C'est dans l'établissement d'un équilibre d'échanges durable à rendement positif que réside exclusivement l'*adaptation*. Les échanges sont plus ou moins actifs ; ils ne sont pas forcément excellents : l'essentiel est que l'apport nutritif compense les déchets du métabolisme. Tout organisme dont la balance des échanges ne remplit pas ces conditions se trouve dans des conditions précaires d'existence, il disparaît sous le coup du moindre incident, sans que rien intervienne qui ressemble à une « lutte », sous quelque forme que ce soit.

Les produits sexuels en voie de formation participent à l'adaptation, l'œuf fécondé en prend sa part tout le temps que les échanges nutritifs s'effectuent aux dépens des matériaux issus de la mère. Cependant, l'action des influences du dehors ne doit pas être méconnue. Elle est particurement claire chez les végétaux. Une graine tire ses aliments

de l'albumen issu de la plante mère ; mais sa germination nécessite l'intervention de l'ensemble des facteurs externes, Pour chaque graine, en particulier, existe une valeur moyenne qui détermine un développement « normal ».

Les faits sont essentiellement les mêmes pour les animaux. L'œuf d'oiseau ou de reptile, par exemple, comporte une quantité de vitellus fort importante : peu ou prou, tous les œufs en comportent. L'embryon les absorbe progressivement ; mais il n'est pas pour autant séparé de l'extérieur : le développement tout entier en dépend. Sans doute, les influences du dehors n'apportent-elles aucun aliment proprement dit ; elles n'en exercent pas moins leur action, à la fois sur le rythme des échanges et sur le mode d'utilisation des matériaux, sur leur interaction. Ces deux processus, ensemble ou séparément, sont capables de provoquer des changements constitutionnels importants qui se traduisent par une ou plusieurs particularités du développement. Les ébauches qui se différencient tirent donc leur origine d'influences ancestrales autant que d'influences actuelles : l'importance de celles-ci varie au gré des cas particuliers.

Cependant, une fois épuisés les matériaux issus de la souche maternelle, l'œuf acquiert une autonomie complète. Une nouvelle phase commence pour lui, qui est souvent la plus longue, sinon la plus importante. Ses relations avec l'extérieur deviennent étroites et exclusives ; il ne vit qu'en tirant tout du milieu dans lequel il se trouve : il subit une nouvelle adaptation, un nouvel équilibre des échanges, grâce auquel les tissus continuent de se différencier et les organes d'apparaître : ceux-ci acquièrent une forme déterminée et un certain mode de fonctionnement. Or, il faut bien se rendre compte, et c'est ici l'essentiel, que la forme des organes et leurs mouvements n'ont d'autres rapports avec le monde extérieur que les échanges nutritifs. Ni la forme de ces organes, ni leur mode ultérieur de fonctionnement, n'entrent donc en ligne de compte. Ils sont — et le sont exclusivement, la conséquence du métabolisme, des interactions qui s'établissent entre les divers constituants de l'organisme. A chaque instant, cet organisme représente un système anatomo-fonctionnel déterminé ; groupés en tissus et formant des ébauches, les éléments anatomiques

interagissent les uns avec les autres et se développent en fonction les uns des autres. C'est une succession ininterrompue d'apparitions et de disparitions, certaines parties se développant, d'autres s'arrêtant ou régressant, sans que rien n'apparaisse qui nécessite, pour la vie de l'organisme, cette suite de processus. Le développement se poursuit ainsi, les systèmes anatomo-fonctionnels se succèdent et se compliquent, tant que le métabolisme demeure suffisant. A aucun moment rien ne se produit qui permette d'attribuer aux organes qui se forment et à leur mode de fonctionnement une signification utilitaire, rien qui permette de rattacher leur production à des besoins futurs, à telle ou telle condition d'existence qu'ils pourraient ultérieurement rencontrer. A cet égard, les explications courantes relèvent d'hypothèses gratuites, de véritables pétitions de principes. Constatant le rôle des organes chez l'individu parvenu au terme de son développement, les naturalistes ont admis que ces organes, quant à leur forme et leur fonctionnement, résultaient du comportement de lointains ancêtres. Il faut renoncer à cette explication. La preuve est faite que les caractères morphologiques et fonctionnels acquis par l'adulte ne passent pas à sa descendance ; ils ne s'intègrent pas dans le patrimoine héréditaire. En revanche, on doit affirmer que tous les organes, tous les modes de fonctionnement sont quelconques par rapport aux conditions ultérieures d'existence où se trouvera l'organisme.

C'est alors qu'intervient la deuxième phase. Quand l'organisme devient autonome, quel que soit le degré qu'il ait atteint, le développement continue ; mais les conditions d'existence changent. Souvent, c'est une larve sans rapport apparent avec la forme définitive, comme il arrive chez les insectes et certains batraciens, ou un être qui revêt déjà, aux dimensions près, la forme adulte, ce qui est le cas de la plupart des vertébrés, de nombreux invertébrés et des plantes. De toutes façons, les conditions d'existence se transforment : tous les matériaux nutritifs venant de l'extérieur, l'organisme ne vivra que s'il s'établit entre lui et le milieu un nouvel équilibre d'échanges, s'il s'*adapte* aux conditions de nutrition qui s'imposent à lui.

Mais il faut bien se dire que, au cours même de ces deux phases principales du processus d'adaptation, l'organisme

est, sans cesse, soumis aux variations accidentelles ou périodiques de l'environnement. A tout instant la continuation de la vie dépend avant tout du maintien d'un métabolisme positif. Quel que soit l'équilibre, que l'adaptation soit précaire, suffisante ou excellente, elle est fonction de l'état constitutionnel et des conditions du milieu : l'adaptation n'est et ne peut être que ce processus métabolique.

Dès lors, quel rôle faut-il attribuer aux organes, à leur forme, à leur mode de fonctionnement ? Quel que soit l'être considéré, la forme et le fonctionnement se sont établis indépendamment des conditions ultérieures dans lesquelles pourrait, un jour, se trouver l'individu considéré ; rien ne permet de soutenir que le développement, en tout ou partie, soit lié à une prévision de l'avenir. A cet égard, nous sommes victimes d'une grave erreur d'appréciation, fondée sur une illusion. Parce que nous voyons un organisme vivre et se perpétuer, nous admettons que, dans sa constitution et dans sa conformation, tout est destiné à lui permettre de vivre et de se perpétuer dans les meilleures conditions. Mais nous ne pensons ainsi qu'en négligeant toute analyse, en attribuant à toute forme un but en raison de son mode de fonctionnement.

Loin de désavouer ce point de vue finaliste et contraire aux faits, la mystique darwinienne recherche l'avantage que cette forme et la façon dont elle fonctionne procure ou non à l'organisme. Elle admet que si certaines dispositions sont accessoires et neutres, d'autres procurent à l'organisme un avantage essentiel. Or, cet « avantage » est imaginaire, nous l'avons vu. Un dernier exemple sera décisif : les martinets sont remarquables par la brièveté de leurs tarses et de leurs orteils ; le gros orteil est dirigé en avant. En revanche, leurs ailes sont très longues. En conséquence, si, d'aventure, les martinets se posent à terre, ils rampent péniblement sur le sol, tandis que la longueur de leurs ailes rend l'envolée difficile, impossible même, suivant certains observateurs. La conformation de ces oiseaux n'est-elle pas plus nuisible qu'utile ?

Au surplus, si nous examinons les animaux pourvus d'ailes, que constatons-nous ? Certes, souvent ils volent ; mais, à côté de l'excellent voilier, n'y a-t-il pas l'oiseau médiocre, voire mauvais voilier ? n'y a-t-il pas l'oiseau qui

ne tire de ses ailes qu'une aide relative dans la course ? Examinés à ce même point de vue, les insectes ne donnent-ils pas des indications très comparables ? Nombre d'entre eux utilisent à peine leurs ailes ; elles ne sont guère qu'un soutien qui prolonge le saut ; les ailes de certaines mouches ne sont-elles pas dépourvues de muscles moteurs ? Rappelerons-nous les kangourous, les gerboises et la disproportion de leurs membres antérieurs et postérieurs qui fait obstacle à la marche quadrupède ? Encore faut-il constater que la structure de leur système nerveux s'oppose à une démarche alternée ? Pensera-t-on que cette infirmité véritable procure le moindre avantage ? En fait, ces animaux utilisent comme ils peuvent leurs membres postérieurs. Dira-t-on que les kangourous sont « adaptés » au saut, et les gerboises à la reptation ? Autant dire qu'un quadrupède privé d'une patte, condamné à la démarche tripède, est « adapté » à ce mode de progression ; qu'un cul-de-jatte est adapté à la progression sur les fesses avec le secours de ses bras, ou l'aveugle à la marche à tâtons ? En vérité, les uns comme les autres, et tous les organismes quels qu'ils soient, sont esclaves de leur conformation. L'usage qu'ils en font ne la modifie pas ; elle n'est pas « adaptée » à un certain genre de vie, elle est utilisée, bien ou mal, et l'usage qui en est fait n'entraîne rien qui ressemble à un modelage. Avec le temps, chaque individu acquiert des habitudes ; il tire plus ou moins bien parti de sa conformation. Mais les habitudes qu'il contracte ne sont pas héréditaires.

Ainsi, morphologie et fonctionnement n'entrent pas en ligne de compte pour faciliter l'existence des organismes qui dépassent la phase embryonnaire. Souvent indifférents, le fonctionnement et la forme entraînent parfois une gêne véritable ; en aucun cas ils ne traduisent une « adaptation ». Celle-ci réside essentiellement dans les relations que l'organisme contracte avec le milieu extérieur, dans les possibilités des échanges, leur quantité et leur qualité, en bref, dans les conditions générales de vie. C'est en fonction de ces échanges, sa constitution propre étant donnée, que tout organisme se développe, que ses organes se différencient et acquièrent leurs diverses caractéristiques, qui manifestent l'adaptation métabolique, la seule véritable. C'est cela même qu'il faut bien comprendre. Et c'est méconnaître ce caractère essentiel que d'attribuer

aux parties, c'est-à-dire aux conséquences du métabolisme, le rôle d'assurer la survie et la multiplication de l'organisme. Mais on observe tous les passages entre une vie facile, une gêne plus ou moins marquée, allant jusqu'à l'impossibilité de vivre.

## 2. — Le fait fondamental.

Il importe donc de rechercher les conditions de la vie et de la mort des espèces et d'en dresser un tableau d'ensemble. Assurément, bien des données nous manquent. Peut-être, cependant, sommes-nous en mesure de recueillir et de grouper quelques indications générales qui, plaçant la question sur son vrai terrain, permettront d'orienter l'investigation dans une voie féconde.

Dès lors, au lieu de borner notre horizon à la recherche des effets d'une lutte entre individus supposés munis de moyens d'attaque ou de protection, envisageons l'organisme non seulement en lui-même, mais aussi dans ses rapports avec les influences multiples de son environnement. Un organisme quelconque, en effet, ne doit pas être considéré isolément. Il fait partie d'un ensemble, vaste et complexe, où tout se tient étroitement. Dans les conditions habituelles de climat, de sol, de nourriture, d'organismes coexistants, auxquels une espèce est adaptée, le nombre des individus de cette espèce qui disparaissent reste constamment inférieur au nombre de ceux qui persistent. Mais une modification légère suffira pour que, les conditions changeant, les individus se multiplient avec excès ou diminuent jusqu'à disparaître.

A supposer qu'une telle variation se produise, elle ne peut être que l'un des effets, effet accessoire et sans valeur héréditaire, de l'enchaînement complexe des influences qui entrent en jeu ; elle n'en saurait être la cause. Tout ce qui est d'ordre climatérique, édaphique, hygrométrique, nutritif ou autre, ne saurait, pour nous, demeurer négligeable. Sans doute, une fois l'effet produit, forme et fonctionnement entrent bien, pour leur part, dans les conditions de vie des organismes ; mais ils n'interviennent que secondairement et, parfois, leur rôle est sans intérêt, quand il ne procure pas une gêne. Tout nous ramène donc à envi-

sager l'ensemble, de façon à comprendre le rôle des éléments qui entrent en jeu, et l'importance relative de chacun d'eux.

Et nous ne saisirons le phénomène dans son entier, dans ses manifestations habituelles et dans ses modalités, qu'une fois l'analyse terminée. Dès ce moment, nous n'attribuerons plus aux carapaces, aux systèmes de coloration, à la forme des appendices, la signification de moyens de défense ou d'attaque ; nous comprendrons leur inefficacité. Certes, un certain nombre des représentants de ces espèces périssent, victimes d'accidents variés ; mais nous apercevrons que ces accidents ne sont, malgré tout, que des éléments de la complexité des conditions de vie de l'espèce considérée. En revanche, puisque cette espèce persiste et se multiplie, il faut bien que, aux causes de destruction, s'opposent des causes de persistance indépendantes des prétendus « moyens de défense ». Tel est le problème qui se présente à nous.

Rien ne le pose de façon plus concrète que le phénomène signalé par P. Marchal (1897), sous le nom d'« équilibre numérique des espèces ». Sans développer aucun exemple précis, Marchal constate que, certaines années, les individus d'une espèce se multiplient et envahissent de grandes étendues. Mais alors surviennent des agresseurs, ou d'autres conditions contraires, qui finalement détruisent une quantité considérable des envahisseurs. Toutefois, note Marchal, un petit nombre de ceux-ci échappe toujours à l'agression ; et c'est à partir de cette « réserve » que l'espèce reprend sa progression.

En désignant ce phénomène sous le titre d'« équilibre numérique des espèces », Marchal ne songeait nullement à quelque agent mystérieux, veillant sur les « espèces » et assurant leur persistance, le nombre des individus de chacune d'elles augmentant ou diminuant alternativement. Marchal a fort bien aperçu le mécanisme de ces fluctuations ; il indique que chaque espèce se maintient dans un nombre moyen d'individus « par la réaction du milieu extérieur et des autres êtres ». Pourtant, cet observateur si perspicace n'a pas mesuré toute la portée de son observation.

Les faits relatifs à ces fluctuations sont patents. Le plus connu est celui qui a trait aux relations d'une cochenille

(*icerya purchasi*) et d'une coccinelle (*novius cardinalis*). Vers la fin du XIX[e] siècle, la cochenille envahissait en Italie les plantations d'orangers, produisant des dégâts considérables. On ne trouva pas de meilleur moyen d'arrêter l'invasion que d'introduire dans les régions infestées une coccinelle, agresseur connu de la cochenille. La multiplication rapide de *N. cardinalis* enraya la multiplication d'*icerya purchasi*. Mais la diminution du nombre des cochenilles réduisant d'autant l'alimentation des coccinelles, le nombre de celles-ci à son tour diminua : progressivement, alors, les cochenilles reparurent, provoquant, au bout d'un temps, une nouvelle offensive des coccinelles.

La fluctuation fait ressortir, à l'évidence, qu'un moment vient où la réduction atteint une limite et laisse un résidu : celui-ci suffit pour maintenir l'espèce.

Bien d'autres faits montrent précisément qu'après une réduction massive, l'espèce envahissante reparaît et se multiplie. Le plus souvent, les observations portent sur des populations d'insectes que déciment des parasites : invasions de chenilles d'*Arctia caja*, qui vivent sur les « plantes basses », ou celles d'*euproctis chrysorrhea*, qui s'attaquent à un grand nombre d'arbres forestiers, toutes arrêtées par des Hyménoptères parasites.

Edm. Hugues (1908) a suivi les fluctuations d'*arctia caja*, abondante, rare, commune, presque introuvable suivant les années. Très commune en 1906, les chenilles pullulent en 1907, au point que l'on compte jusqu'à douze individus par mètre carré. Elles envahissent la vigne, le sainfoin, les céréales, les plantes des fossés. Mais la plupart sont infestées, si bien qu'elles deviennent peu communes et le papillon presque rare.

Un autre exemple, non moins caractéristique, est celui que j'ai observé sur deux espèces d'escargots, *helix variabilis* et *helix ericetorum*. Ces deux espèces pullulent, certaines années, formant parfois des grappes importantes fixées sur les plantes basses. Au cours des années 1931 et 1932, ces gastéropodes se groupaient en une colonie importante, s'étendant sur une longueur de 300 m. Couvrant un espace de 2 à 3 m dans sa partie la plus large, la colonie va se réduisant et se termine par quelques individus épars, quelques-uns même isolés. Durant les années suivantes le nombre de ces helix a considérablement diminué, sans

doute sous l'influence d'agresseurs variés. La raréfaction est telle que, durant les années suivantes, les grandes agglomérations ont disparu ; seuls persistent quelques individus isolés. Ce sont eux qui constituent la « réserve ».

Le phénomène ne se présente pas toujours avec une pareille intensité ; mais, constamment se produit une apparence de balancement. Sans prendre allure d'invasion, la multiplication des représentants d'une espèce se poursuit pendant une ou plusieurs années ; puis elle cesse de façon brusque ou progressive. La raréfaction laisse un « résidu » d'importance variable. Et cela seul importe, au point de vue qui nous occupe.

Les faits de cet ordre ne manquent pas.

C'est ainsi que l'observation suivie d'une zygène (*zygaena occitanica*) m'a permis de constater l'abondance des cocons de ce lépidoptère en 1905. Seulement, du plus grand nombre d'entre eux sont sortis des hyménoptères parasites, notamment un chalcidien, *monodontomerus dentipes*. Aussi, en 1906, les cocons étaient-ils peu nombreux, mais, en revanche, fort peu infestés ; et de même en 1907 ; ils redevenaient abondants en 1908.

Également en 1907, j'ai constaté la pullulation d'une guêpe (*polistes gallica*) et sa diminution sensible les années suivantes.

De même en est-il de la mante religieuse, commune pendant plusieurs étés successifs, devenant presque rare dans ces dernières années. Plusieurs facteurs entrent probablement en jeu ; mais il faut incriminer surtout un hyménoptère parasite *rielia manticida*. J'en ai constaté l'abondance ; presque toutes les mantes capturées portaient au moins un parasite.

Sur les peupliers plantés tout le long d'une rive, et occupant environ 2 km, abondaient, en 1906, les larves d'une chrysomèle (*lina populi*). Un grand nombre de ces larves contenaient une larve de diptère parasite (*meigenia bisignata*). Aussi, l'année suivante, le nombre des chrysomèles, larves et adultes, avait-il considérablement diminué ; et deux ans après, seules quelques larves évoluaient sur une repousse de peuplier. Depuis, le nombre des individus est resté faible, mais suffisant pour maintenir l'espèce dans la région, et servir de point de départ à une extension plus ou moins importante.

Pour se produire, et quelle qu'en soit l'importance, cette extension dépend évidemment de conditions spéciales, différentes suivant les cas particuliers. Sans doute, après une hécatombe, l'espèce n'est représentée, pendant plusieurs années consécutives, que par un petit nombre d'individus. Néanmoins, ce « résidu » suffit à maintenir l'espèce.

C'est, en fin de compte, pareille conclusion qui se dégage de l'expérience de L'Héritier, Neefs et Teissier. L'expérience consiste à mettre en présence des drosophiles ailées et des drosophiles aptères. Le nombre de celles-ci diminue progressivement, mais les expérimentateurs constatent, sans y insister, qu'il ne devient pas nul et que c'est là, sans doute, un fait général.

Ce fait, en réalité, domine toute la question de la vie et de la mort des espèces. Que sont ces individus qui survivent aux invasions et maintiennent l'espèce? Sont-ils les plus aptes ? Quand il s'agit de cochenilles détruites par une coccinelle, de chenilles infestées par un hyménoptère, de larves recevant l'œuf d'un diptère et, en bref, de tous les organismes infestés par un moyen ou par un autre, on n'aperçoit guère comment les victimes résisteraient à l'agresseur. Les procédés divers de contagion et de contamination, les occasions multiples de destruction excluent les moyens de défense sous une forme quelconque. La sauvegarde des espèces tient, évidemment, à des conditions très diverses, capables de protéger contre des actions nocives de toutes sortes un certain nombre d'individus, nombre variable au gré des cas particuliers.

Sans nul doute, ces conditions forment un ensemble complexe d'influences associées, indifférentes ou contraires. Et en cela réside tout le problème. Ces influences viennent du dehors, et les êtres vivants interagissent avec elles. De ces interactions résulte la répartition relative des êtres, leur alimentation, leur mode d'activité, la marche de leur développement ; finalement elles réunissent ou séparent non seulement les espèces les unes des autres, mais encore les représentants d'une même espèce ; peut-être aussi modifient-elles certaines de leurs réactions. Suivant le cas, ces influences jettent la victime sur l'agresseur ou, tout au contraire, mettent à l'abri la victime éventuelle.

Pour être multiples, les conditions qui entrent en jeu ne

sont pas toutes inconnues ; en revanche, les réactions et leurs conséquences sont assez souvent méconnues, voire ignorées ; souvent chacune d'elles passe pour un phénomène autonome indépendant de tous les autres. Cependant, l'enchaînement des conditions se présente de lui-même. Le terme ultime étant la rencontre d'un agresseur et de sa victime, ce sont les circonstances diverses de cette rencontre qu'il s'agirait de connaître. Encore importe-t-il de préciser qu'un organisme n'exerce pas sur un autre la même influence quelles que soient les conditions. Il faut noter, avant tout, que ce qui « défend » les individus, ou les place en mauvaise posture, ne leur est pas « personnel ». En dehors des influences extérieures, seuls interviennent l'état constitutionnel, ou un état physiologique momentané supprimant ou facilitant les réactions à certaines conditions du milieu, ou les atteintes d'une infection parasitaire.

Mises à part ces conditions individuelles, permanentes ou momentanées, les influences qui mènent les individus leur sont extérieures. Tout dépend des circonstances : celles-ci provoquent ou empêchent un accident fatal. Successives ou simultanées, durables ou passagères, les conditions qui interviennent laissent ou non des traces. Les variations de l'éclairement, de la température, de l'état hygrométrique comme de l'état électrique, de l'action mécanique du vent, etc., liées à des incidences multiples interfèrent de toutes les façons, plaçant les organismes dans des situations favorables ou dangereuses. Par quelque moyen qu'elles s'exercent, elles entraînent ou arrêtent graines et bêtes, les dissimulant, les découvrant, les réunissant ou les séparant. Un coup de vent accumule les obstacles ou les supprime, provoque des déplacements passifs, plaçant un animal aussi bien dans une zone où il vivra en sécurité que dans une autre où il courra tous les risques. De leur côté, les variations de l'état physiologique modifie la sensibilité des animaux : la proie qui passe ne les attire plus.

La multiplicité des variables et l'extrême complexité des circonstances générales ou locales défie souvent toute analyse. C'est un enchaînement d'influences qui s'ajoutent ou s'opposent : rares ou peu fréquentes, imprévues ou simplement méconnues, elles ne laissent souvent aucune trace sensible, en raison de nos moyens d'information. Dès lors, nous nous trouvons souvent dans l'impossibilité de recons-

tituer les événements ; et nous abritons notre ignorance derrière l'« imprévisible » — le hasard — attribuant à ce mot, consciemment ou non, une valeur mystique.

Les influences agissantes ne sauraient donc provenir que du milieu. Et par là, il faut entendre tant les changements durables ou passagers, périodiques ou irréguliers qui surviennent dans une région donnée, que les différences depuis longtemps installées entre deux régions successivement fréquentées par un même organisme. Les effets produits sont variés. Ils entraînent aussi bien l'augmentation du nombre des individus d'une espèce que sa diminution ou sa suppression ; ils déterminent des remaniements du mode de répartition des individus, une redistribution constante, déplacements locaux ou migrations lointaines. Au demeurant, d'un instant à l'autre, les conditions de vie des organismes changent de façon plus ou moins importante ; elles affectent les relations qu'ils soutiennent entre eux et avec leur environnement : dès lors, la fréquence ou la rareté des rencontres entre espèces qui vivent aux dépens les unes des autres en résulte directement — et exclusivement.

En conséquence, la question n'est pas de savoir si une espèce possède des moyens de défense ou d'attaque ; elle est de connaître les conditions qui favorisent ou limitent la rencontre d'organismes vivant aux dépens les uns des autres, déterminant aussi bien une pullulation excessive qu'un « résidu », une « réserve » si l'on veut, sauvegarde de l'espèce. Suivant les lieux et suivant les moments, les conditions changent : les répercussions de ces changements nous échappent souvent ; du moins nous les négligeons, n'apercevant pas qu'elles sont l'élément essentiel de la vie et de la mort des espèces. Loin de comprendre que les êtres vivent indissolublement liés à un complexe de conditions particulièrement instables, nous envisageons les organismes indépendamment de ce qui les entoure et nous imaginons les rouages simples qui assureraient la persistance des espèces. Essayons de voir la réalité de plus près et, pour y parvenir, tentons de dégager la signification d'un ensemble de faits que l'observation a pu, jusqu'ici, reconnaître.

## CHAPITRE II

# TROPISMES ET SPÉCIFICITÉ

La recherche visera donc, essentiellement, à préciser les conditions qui aident ou s'opposent à la rencontre de deux organismes dont l'un vit aux dépens de l'autre.

Négligeant, pour l'instant, les influences qui entraînent deux organismes à vivre dans une même région, constatons qu'ils s'y trouvent : comment entreront-ils en contact immédiat ; l'entraînement qui les réunit est-il actif ou passif ? Les deux éventualités se ramènent au même processus, dont la signification n'est pas toujours exactement comprise.

### 1. — L'entraînement actif.

Qu'il y ait entraînement actif d'organismes les uns vers les autres, le fait ne soulève aucune contestation lorsqu'il s'agit de l'attraction qui s'exerce entre individus de même espèce, mais de sexe différent. L'évidence s'impose beaucoup moins quand il s'agit d'animaux allant vers une substance qui leur servira de nourriture ou sur laquelle ils pondront. On admet volontiers qu'ils vont vers cette substance sans subir de contrainte. Or, bien des animaux subissent, à distance, l'attraction des odeurs qui émanent d'organismes vivants ou morts et de matériaux divers ; parfois, ils donnent l'impression de *choisir* l'objet qui les attire, comme s'ils manifestaient pour elle une *préférence*.

La réalité est toute autre. Le « choix » dissimule un phénomène général, actuellement bien connu dans ses manifes-

tations, sinon dans son essence : l'émanation odorante ne guide pas simplement l'animal ; elle exerce sur lui une action attractive, impérative et invincible : l'animal obéit à un *tropisme*.

Les effluves odorantes ne sont, à cet égard, qu'un cas particulier. Tout organisme, en effet, subit l'action directrice des influences externes les plus diverses : émanations variées, radiations lumineuses, thermiques, électriques ou autres, vibrations mécaniques, etc. Ces influences agissent sur les organes des sens ; le tropisme est olfactif, lumineux, thermique, etc. ; et suivant que l'influence attire ou refoule, le tropisme est dit positif ou négatif.

Bien entendu, un organisme n'est jamais soumis à l'action d'une influence unique. Souvent l'une d'elles domine et entraîne, comme si elle était seule ; mais souvent aussi plusieurs influences interviennent de façon suffisamment marquée et sollicitent l'organisme dans des directions parfois contraires. En définitive, les tropismes jouent, dans les déplacements des organismes, un rôle de premier plan ; ils sont l'un des facteurs importants de la répartition des êtres.

A cet égard, la lumière entre fréquemment en jeu et avec elle, non moins fréquemment, les émanations odorantes. Au sujet de ces dernières, il importe de s'entendre. Il ne s'agit pas simplement des odeurs que l'homme perçoit, mais de toutes celles qui, émanant des plantes et des animaux, impressionnent des organes des sens autrement subtils que ceux de l'homme. Nul doute n'est actuellement permis sur l'extrême importance de ce *chimiotropisme* dans les rencontres des organismes, les uns attirant les autres. Quelle que soit, d'ailleurs, l'influence qui entre en jeu, une fois de plus, nous constatons ce fait, d'apparence paradoxale, que la victime attire l'agresseur, et l'attire invinciblement.

Une importante particularité doit nous retenir. Tout se passe, avons-nous vu, comme si l'animal choisissait une substance entre plusieurs. La simple opposition entre les êtres qui se nourrissent exclusivement de tissus végétaux et ceux qui se repaissent de chair animale marque, d'une manière globale, cette apparence de choix. Toutefois, le phénomène demande une analyse rigoureuse. Celle-ci conduit à constater, tant pour les zoophages que pour les phytophages, que le régime alimentaire se réduit souvent

à un petit nombre de substances, voire à une seule substance : les étoiles de mer, par exemple, ne mangent guère que des mollusques acéphales ; la larve des unios se fixe exclusivement sur les poissons. Le *miracidium*, larve des vers trématodes, ne s'attaque qu'à certains mollusques. Chez nombre d'insectes, la spécialisation du régime apparaît dans toute sa netteté : les faits sont innombrables, ces exemples suffisent. Une spécialisation très étroite existe chez nombre d'animaux. A vrai dire, non seulement il n'existe pas de régime omnivore, mais un régime polyphage est relativement peu fréquent : des herbivores qui paissent dans un pré, bovidés et ovidés, flairent avant de mordre et négligent certaines plantes, notamment les renoncules mêlées à l'herbe. En bref, quelle que soit la diversité des substances que mange un polyphage, le nombre en est toujours relativement restreint.

La remarque est importante ; mais elle ne suffit pas. Ce qui caractérise l'attraction qu'une substance exerce sur un animal, c'est que cette substance n'est pas, pour cet animal, l'aliment unique et nécessaire. Si, par exemple, *zygena occitanica* mange exclusivement les feuilles de *dorycnium suffruticosum*, d'autres légumineuses fort répandues lui fourniraient, cependant, une nourriture très satisfaisante : l'expérience le prouve. Ces plantes s'entremêlent souvent, de sorte que nul obstacle matériel n'empêche les femelles de zygènes de pondre sur l'une quelconque de ces plantes, ou les chenilles de passer d'une plante sur l'autre. Chenilles et adultes ne demeurent donc sur le *dorycnium* qu'en raison de l'attraction qui les entraîne vers lui et les y retient, dominant l'attraction qu'exercent d'autres plantes.

*Olethreutes oblongana* se comporte de manière analogue. Les femelles pondent sur la cardère ; mais les chenilles mangent aussi bien les fleurs et les feuilles des scabieuses qui croissent en abondance dans les lieux mêmes où croît la cardère.

Ce phénomène d'attraction se présente sous un aspect très saisissant lorsqu'on suit le comportement de certaines espèces, dont les larves paraissent moins exclusives. On les rencontre, tantôt sur une plante, tantôt sur une autre. Il n'en faut pas conclure que toutes ces plantes exercent sur les femelles pondeuses une attraction de même valeur. Mises en présence de plusieurs de ces plantes, ces femelles

pondraient-elles indifféremment sur l'une ou sur l'autre ? Subissent-elles, au contraire, des attractions d'inégale intensité ? Voici des faits précis.

Les femelles d'un microlépidoptère, *myeloïs cribrella*, pondent sur diverses carduacées (cirses et chardons). Toutefois, elles ne pondent sur certaines d'entre elles que si elles existent seules dans la région. Lorsque deux d'entre elles poussent côte à côte, les chenilles vivent exclusivement sur l'une des deux : *cirsium eriophorum* les retient plus que *C. lanceolatum*, et celui-ci plus que *carduus hamulosus*. L'attraction va, ainsi, décroissant d'un cirse à l'autre, et de ceux-ci à un chardon.

Un charançon, *apion cyanescens*, se comporte de la même manière vis-à-vis des cistes qui l'attirent. Quand *cistus albidus* et *C. salvaefolius* poussent côte à côte, le premier porte un grand nombre de galles d'*apion*, tandis que le second en porte très peu. De son côté, Jacob de Cordemoy a constaté l'absence de galles sur *cistus monspeliensis*, qui vit mélangé avec les deux autres cistes (1) : les différents cistes n'exercent pas, sur *apion cyanescens*, une attraction de même intensité.

Où gît la différence ? Nous ne possédons, sur ce point, aucun élément d'information. Sans doute n'existe-t-il pas toujours, entre deux substrats, une différence assez marquée, relativement à l'animal, pour que celui-ci soit entraîné vers l'un plutôt que vers l'autre ; des contingences diverses le dirigent alors. Mais en bien d'autres cas, la différence est assez marquée pour qu'un organisme aille vers une substance à l'exclusion d'une ou de plusieurs autres. Dès lors, le tropisme, phénomène d'observation courante, se présente, à l'analyse, comme réglant dans une large mesure, sinon d'une façon complète, le régime alimentaire des êtres vivants.

Mais il ne s'ensuit pas que toute influence qui attire un organisme aboutisse forcément, pour lui, à un résultat utile. Dans le langage courant, l'attraction qui entraîne un animal vers une substance comestible prend le nom d'« instinct ». Or, ce mot, loin de renfermer une explication, laisse planer un certain air de mystère, qui donne à

(1) Gerber conteste l'immunité absolue de *cistus monspeliensis*, tout en confirmant la moindre fréquence des galles.

penser que l'organisme, conduit vers une fin prévue, est soumis à un régime alimentaire indispensable. Or, le tropisme, quel qu'il soit, ne répond pas à une nécessité vitale véritable ; les exemples précédents suffisent à le prouver. Le régime alimentaire apparaît non comme la cause, mais comme l'effet de l'attraction qui s'exerce entre organismes, quel que soit l'organe des sens qui entre en jeu. Quant à préciser la nature exacte des tropismes, nous n'en avons pas les moyens. Nous devons nous borner à constater leur existence et leurs effets principaux, à constater qu'ils sont un facteur décisif dans les déplacements actifs des organismes. L'essentiel est de bien comprendre que si certaines substances attirent tels ou tels animaux, d'autres les refoulent et d'autres encore leur sont indifférentes.

Au demeurant, le terme général de *tropisme* désigne un phénomène complexe, tout un jeu d'attractions et de répulsions, qui joue un rôle de premier plan dans l'interaction générale des êtres.

Toutefois, aboutir à cette notion ne suffit pas. Encore faut-il examiner si l'organisme entraîné dans une certaine direction trouve nécessairement des conditions favorables à son existence.

Que les tropismes aient cette conséquence obligatoire, on se l'expliquerait fort bien en admettant que tous les organismes entraînés dans des conditions défavorables ont rapidement disparu, tandis que survivent ceux que les influences attractives placent dans des conditions favorables. En fait, tout prouve qu'une telle sélection ne s'est pas produite : les insectes nocturnes que la lumière attire se brûlent aux chandelles ; les oiseaux de mer butent contre la lanterne des phares et tombent assommés. De même, les drosophiles se noient dans l'acide acétique, tandis que les lucilies pondent sur les chénopodes. Et j'ai vu un coléoptère, *dorcus parallelipipedus*, s'enfoncer dans un tube plein de cyanure.

Bien d'autres faits prouvent que les animaux obéissent à l'attraction de substances dangereuses pour eux. Darwin rapporte que les Porcs blancs de Virginie mangent les feuilles d'un amaryllidée (*lachnentes tinctoria*) qui occasionne la chute des sabots ; les mêmes porcs mangeraient également *polygonum fagopyrum*, toxique pour eux. En Sicile, les moutons blancs broutent un millepertuis extrême-

ment toxique. De même, les chevaux broutent une *arethusa* qui les purge violemment et leur occasionne des crevasses, voire des ulcères sur le nez et les lèvres.

L. O. Howard et W. F. Fiske (1911) signalent que bien des parasites pondent sur des hôtes impropres au développement des larves. Tel est notamment le cas de deux tachinaires américaines.

A ces faits, d'autres s'ajoutent, non moins significatifs. La spécialisation des femelles, extrêmement répandue, le démontre amplement. J'ai pu constater que si la femelle de *myeloïs cribrella* pond, le plus souvent, sur *cirsium lanceolatum* ou *carduus eriophorum*, elle ne pond pas sur *carduus acaule* ou sur la Bardane (*lappa minor*). Or, mises en présence de ces divers chardons, les chenilles vont vers *carduus acaule*, surtout sur la bardane qui est, pour elles, une excellente nourriture. F. Picard a fait, avec la teigne des pommes de terre, une constatation analogue. Et faut-il rappeler la spécialisation, souvent extrêmement étroite, des femelles de pompiles, d'ammophiles et autres hyménoptères prédateurs ? Les ammophiles, en particulier capturent exclusivement des chenilles appartenant à une espèce bien déterminée, alors que les larves se développent fort bien sur des chenilles très différentes.

L'ensemble de ces faits met en évidence complète l'effet des tropismes : l'attraction qu'ils exercent ne dépend en aucune manière de ses conséquences. Celles-ci sont aussi bien nuisibles que favorables. On n'envisage, le plus souvent, que ces dernières, car les survivants seuls retiennent l'attention. Mais, à tout instant, les conditions dans lesquelles vivent ces survivants risquent de changer ; leurs tropismes ne jouent plus de la même manière ; ils pourront être attirés par une influence qui les place dans des conditions d'existence médiocres, ou fâcheuses.

## 2. — La dispersion passive.

Tous les organismes, cependant, ne se déplacent pas activement. Nombre d'entre eux, graines, spores, bactéries, sporozoaires, etc., ne rencontrent des conditions favorables d'existence que par des voies indirectes : vents, courants,

transport par un organisme à déplacement actif. Ainsi déplacés, trouveront-ils des moyens de vivre et de se développer ? S'effectuant sans direction précise, leur dispersion comporte nécessairement un déchet, souvent considérable. Le déchet sera d'autant plus considérable que les possibilités diverses de température, d'humidité, d'éclairement, de régime alimentaire seront plus réduites.

Souvent, en effet, le régime est lié à des conditions de milieu assez étroites. Ainsi, la bactéridie charbonneuse ne vit pas chez les vertébrés dont la température moyenne reste au-dessous de 36° ou dépasse 39°. Le sporozoaire du paludisme, le trypanosome de la maladie du sommeil, le microbe de la fièvre jaune, et d'autres encore, manifestent également une spécialisation assez étroite, quoique d'une nature différente. Si tous trois se développent chez l'homme, chacun d'eux, cependant, ne rencontre les conditions vraiment favorables à sa dispersion que dans un hôte intermédiaire déterminé. Il est, à cet égard, très significatif que la glossine, l'anophèle, la stégomyie, qui transmettent respectivement maladie du sommeil, paludisme et fièvre jaune, constituent, chacun, un excellent milieu pour l'un de ces microbes, à l'exclusion des deux autres. Assurément, stégomyie ou anophèle piquent parfois un homme infesté par le trypanosome ou par le microbe de la fièvre jaune : ils ne transmettent ni l'un ni l'autre ; pour chacun d'eux, il est un milieu défavorable. De même en est-il des deux autres.

Rien n'illustre mieux que ces faits la question de la spécificité des conditions favorables ou défavorables au développement des organismes.

Les plantes, du reste, se comportent de la même manière. Dispersées par des procédés variés, les graines se répartissent au gré des vents ; elles germent ou ne germent pas suivant la nature du terrain sur lequel elles tombent. Le calcium nuit à certaines d'entre elles : il imprègne leurs tissus et les tue. Pour d'autres, au contraire, le calcium est une substance neutre ; elles germent dans les terrains calcaires aussi bien que dans les terrains dépourvus de calcium, de sorte que les conditions du sol, l'aire de dispersion et les moyens de vivre de ces plantes ne sont plus limités que par les conditions générales du climat.

Ainsi, la dispersion passive des organismes aboutit au même résultat que leur entraînement actif vers les régions où sont réunies les conditions suffisantes pour leur existence. Suivant son point de chute, en fonction des influences qui le mènent, l'organisme persiste ou disparaît : la question du plus apte n'intervient pas.

En définitive, et d'une manière générale, la réalisation des conditions favorables à la persistance des espèces dépend de circonstances infiniment multiples et diverses, les unes plus ou moins fréquentes, les autres rares ou très rares, qui se croisent, s'entrecroisent et s'enchaînent de la façon la plus complexe, variant suivant les lieux, les incidents les plus négligeables en apparence. Au gré de ces circonstances, les organismes s'attirent ou se repoussent. Mais si ce sont là des conditions essentielles, elles ne suffisent pas à conduire l'organisme là où il trouvera les moyens de vivre. D'autres conditions, nombreuses du reste, aident, gênent ou modifient le jeu des rencontres.

## CHAPITRE III

# LE MODE DE DISPERSION : DENSITÉ ET QUANTITÉ

Entre toutes les conditions, le mode de dispersion joue un rôle important. Il faut, à cet égard, distinguer la « densité » et la « quantité ».

### 1. — Définitions.

Le terme de *quantité* exprime à la fois le nombre des individus d'une espèce et le nombre des espèces qui habitent une région. Quantité individuelle et quantité spécifique sont naturellement indépendantes du mode de dispersion ; toutes deux désignent le nombre des agresseurs envisagé proportionnellement au nombre des individus d'une espèce victime.

Le terme de *densité* s'applique à la répartition des individus d'une espèce dans une région donnée. Suivant le cas, ces individus sont répartis par groupes d'importance variable, ou séparés les uns des autres et disséminés. Un mode intermédiaire sera celui où, dans une même région, les individus sont répartis, les uns par groupes, les autres par unités isolées.

Ni la densité, ni la quantité n'ont de rapport nécessaire avec le mode d'influence qu'une espèce exerce sur une autre ; elles ne créent pas l'attraction ni le refoulement ; elles en règlent simplement le jeu. Depuis longtemps, A. Giard a remarqué que des espèces très communes et très répandues, le hanneton, la moule, l'arénicole, l'étoile

de mer *asteracanthium rubens*, la crevette *crangon vulgaris* ont très peu de parasites, tandis que des formes moins répandues, le Bernard l'Ermite, le lamellibranche *tapes pullastre* l'annélide *capitella capitata*, l'échinoderme *Amphiura squamata*, etc., en ont en abondance. La même remarque s'impose pour les plantes : certaines se multiplient en abondance telle la pâquerette, paraissant à l'abri des prédateurs et des parasites. Cette constatation appuie et précise les définitions précédentes, puisqu'elle met hors de doute le fait que ni le nombre, ni un certain mode de dispersion ne suffisent pour entraîner un organisme vers un autre. Cependant l'idée de « places nouvelles » de « stations inoccupées », émise par Darwin (1), conduirait à penser, au contraire, que la multiplicité des individus attirerait des agresseurs à l'inverse des individus isolés ou réunis en très petit nombre. En réalité, les influences qui dirigent l'interaction des organismes sont tout autres, et nous aurons l'occasion de le constater encore. Densité et quantité ne sont que des conditions secondes, régies par les influences qui émanent directement des organismes.

Sous quelle forme et de quelle manière ces conditions interviennent-elles ? Nous allons maintenant l'examiner.

## 2. — La densité.

L'attraction qu'un organisme exerce sur un autre dépend, évidemment, de facteurs multiples. Trois, au moins, sont essentiels et constants : la sensibilité des terminaisons sensitives de l'agresseur, la masse relative de la victime éventuelle, et la distance qui les sépare. Plusieurs faits d'observation courante en fournissent l'indication, partielle tout au moins. P. Fauvel, par exemple, signale que les étoiles de mer viennent de tous les environs vers les moulières qui prennent de l'extension. Or, cette extension découle de la multiplication des individus : occupant une plus grande surface, les moulières exercent leur action à plus grande distance ; une moule isolée, voire quelques moules groupées sur un rocher ne mettront pas en branle des astéries éloignées ; seules, les plus immédiatement proches

(1) *Op. cit*, p. 465.

pourront être attirées. Les individus solitaires, voire un groupe de quelques individus éloignés de leurs semblables, réunissent les meilleures conditions pour échapper aux agresseurs. En effet, les probabilités pour que ceux-ci, se déplaçant dans une vaste étendue, pénètrent dans la zone d'influence des individus ou des petits groupes isolés sont forcément peu nombreuses. Ces probabilités tiennent à des incidences qui échappent à l'observation et défient l'analyse : la direction et la force du vent modifient la qualité aussi bien que la quantité des émanations qu'il transporte, déplacent les obstacles mobiles qui jouent un rôle dans le va et vient des agresseurs ou des victimes ; elles entraînent aussi des variations de la température et de l'état hygrométrique. Interviennent aussi les jeux d'ombre et de lumière dus au mouvement des nuages et à toute autre circonstance locale ou générale. En bref, interviennent ces mille riens, que chacun peut imaginer et ne saurait prévoir ; l'un quelconque de ces incidents multiples, tantôt l'un, tantôt l'autre, suffit pour donner aux déplacements des organismes une direction plutôt qu'une autre. L'isolement, complet ou relatif, est une « défense » efficace, fonction du nombre des agresseurs. Son efficacité se manifestera en toute occasion. Si grand que soit, par exemple, le nombre des étoiles de mer, bien des petits groupes isolés de moules échapperont à la destruction. Ils constitueront précisément le « résidu » à partir duquel l'espèce victime se développera.

En certaines circonstances, tout se passe comme si le « résidu » se perpétuait indéfiniment sans s'étendre. C'est ainsi que, depuis plusieurs années, je surveille attentivement une touffe de *satureia montana* qui occupe une surface d'un mètre carré environ au pied d'un rocher des Causses aveyronnais. Cette touffe est la seule station de cette Labiée connue à plusieurs dizaines de lieues à la ronde (1). En vain ai-je recherché parasites ou prédateurs, sans en trouver aucun. Sans doute, les phytophages qui se repaissent habituellement de *S. montana* sont-ils peu nombreux, tant en espèce qu'en individus, et cette condition expliquerait que la touffe demeure depuis longtemps indemne ; mais d'autres

(1) L'abbé H. Coste, l'auteur de la remarquable *Flore de France*, qui connaissait à fond la flore de l'Aveyron, admettait l'absence de *satureia montana* dans ce département au moment où je lui ai signalé la station dont il est ici question.

phytophages, hôtes habituels de la région, auraient pu profiter de cette « place » inoccupée. Or, elle reste inoccupée depuis longtemps. En attendant, cette touffe de *S. montana* croît et se développe comme si elle était une relicte d'un peuplement plus important, depuis longtemps réduit sous l'action d'influences inconnues, — ou le produit de semences apportées par le vent ou quelque oiseau et tombées sur un sol favorable.

Les probabilités de rencontre de deux organismes se multiplient lorsque, au lieu de former un groupe isolé dans une immence surface, de nombreux individus sont disséminés sur cette surface. Le phénomène devient alors très significatif au point de vue de la vie et de la mort des espèces. En effet, bien que relativement éloignés les uns des autres, ces individus disséminés constituent, à quantité égale, une masse attractive à plus large rayon d'action que les individus concentrés en un seul bloc. La zone d'influence augmente nécessairement en fonction de la dispersion ; et par suite, augmentent les probabilités d'arrivée des agresseurs dans la région.

Quand ils seront parvenus dans cette région, dans quelles conditions l'un d'eux sera-t-il attiré par un individu de l'espèce victime plutôt que par un autre ? Ces conditions sont évidemment complexes. J'ai essayé de les démêler en examinant les pieds d'un chardon (*cirsium lanceolatum*) et leur attaque par *myeloïs cribrella*, dans une zone où le chardon est généralement dispersé par pieds isolés. La répartition des chenilles m'a paru quelconque. Ni le voisinage, ni l'éloignement d'une rivière, ni l'abri formé par une haie, ni un repli de terrain, ni l'action de l'éclairement ne paraissent en relation avec la présence ou l'absence de chenilles sur les cirses. Certains pieds portaient deux, parfois plus de deux chenilles, tandis qu'un grand nombre en étaient dépourvus. Les influences agissant sur les femelles, au moment où elles pondent, varient, sans nul doute, suivant les instants. Un courant d'air, un jet de lumière ou d'ombre, une variation très localisée de température, l'un de ces facteurs auxquels nous faisions tout à l'heure allusion, suffit pour diriger le papillon et le conduire vers un cirse qui l'attirera et sur lequel il pondra. Pour chaque pied de cirse, les « chances » d'éviter ou de recevoir la ponte de *myeloïs cribrella* sont sensiblement égales ; elles se mesurent au

nombre et à la diversité de ces variables infiniment petites, parmi lesquelles n'entrent vraiment en compte ni les épines de la plante, ni aucune des « défenses » que trop souvent on envisage. Toutefois, si rien ne permet de préciser, pour un individu déterminé, ses probabilités de persistance ou de disparition, nous pouvons cependant prévoir que le nombre des victimes augmentera ou diminuera en fonction du nombre des agresseurs : nous y reviendrons.

Examinons, auparavant, le second mode de répartition des individus d'une espèce et ses conséquences pour la vie ou la mort de cette espèce.

Lorsque les individus se répartissent de telle manière que les uns demeurent isolés et que les autres se groupent en nombre variable, les probabilités de destruction vont à ces derniers. Je l'ai constaté, de la façon la plus nette, pour le Cirse lancéolé attaqué par *myeloïs cribella*, pour *cistus albidus* attaqué par un petit charançon (*apion cyanescens*), pour *stehelina dubia* attaquée par un autre charançon (*larinus sthehelinae*). Les pieds isolés de ces plantes restent le plus souvent indemnes, au contraire des pieds réunis en touffes, celles-ci attirant plus fortement un agresseur isolé. Dans ces conditions, les parasites présents dans la région s'accumulent presque fatalement sur les touffes et négligent les pieds isolés, sans qu'intervienne un moyen spécial de défense.

L'effet du groupement n'est pas nocif, seulement parce qu'il augmente la puissance d'attraction des individus rassemblés, il l'est aussi parce que, une fois effectué, le rassemblement met, peut-on dire, à la disposition de l'agresseur un nombre important de victimes. Rappelons, à cet égard, l'activité de la mouche tachinaire pondant sur les larves de la criocère de l'asperge : tandis que les larves isolées, tout au moins très clairsemées sur différents pieds d'asperge, paraissent à peu près à l'abri de la mouche, les larves rassemblées sur un seul pied portent, presque toutes, deux ou trois œufs, sinon davantage. De proche en proche, toutes les larves vivant sur ce pied d'asperge entrent successivement dans la zone d'action de l'agresseur. Celui-ci, retenu en quelque sorte par ses victimes agglomérées, passait de l'une à l'autre, revenant à diverses reprises sur chacune d'elles : nulle ne pouvait échapper.

De même, l'extension de la cuscute dépend du mode de groupement des plantes aux dépens desquelles elle se développe. Mirande l'a très exactement noté : « par son mode de propagation dans tous les sens à partir d'un foyer initial, la plante parasite a besoin d'une aire assez spacieuse d'envahissement qui lui sera donnée par des plantes croissant en touffes ou sur de larges espaces ».

Sous une forme à peine différente, le phénomène se reproduit quand l'extension d'un organisme s'opère indirectement. Certaines mouches tachinaires, par exemple, pondent, comme on sait, non sur l'hôte, mais sur les feuilles ; et les œufs ne se développent que s'ils sont avalés par les animaux qui mangent les plantes. Que la tachinaire disperse ses œufs sur une grande surface ou les concentre sur une faible étendue, les probabilités pour qu'un grand nombre d'entre eux soient absorbés par des phytophages sont évidemment réduites si ces phytophages sont dispersés ; mais s'ils vivent réunis en groupe, les probabilités augmentent, et d'autant plus que la ponte des tachinaires sera elle-même moins dispersée. Ainsi, sur une colonie de 104 chenilles de *vanessa io* recueillies, le même jour, sur une touffe d'orties occupant une surface de 50 $cm^2$ environ, 44 individus renfermaient une larve de *sturmia bella*. Faut-il ajouter deux remarques importantes ? Recueillies au moment où ces chenilles avaient à peine atteint le quart de leur croissance et mises à l'abri de toute agression, la proportion des déchets de cette colonie dus à un seul agresseur doit être considérée comme un minimum. En outre, il est vraisemblable que si les mêmes œufs de *sturmia bella* étaient répartis sur les orties voisines, distantes de un à deux mètres, l'infestation eût été bien moindre.

Les chenilles de *mecyna polygonalis* fournissent la même indication. J'en ai recueilli 120 qui rongeaient une touffe isolée de genêt d'Espagne. Les chenilles se trouvaient au voisinage immédiat les unes des autres. Toutes, sensiblement du même âge, approchaient du terme de leur développement : 57 d'entre elles renfermaient une larve de tachinaire issue d'œufs déposés sur la plante. La proportion des victimes est considérable.

Les épizooties et les épiphyties contagieuses ne tirent-elles pas leurs effets de la « densité » ? Ne soulignent-elles pas

cette évidence que la proximité et, à plus forte raison, le groupement des organismes, facilite, s'il ne le provoque pas, le passage des agresseurs d'une victime à l'autre. Bactéries et sporozoaires bénéficient, peut-on dire, de la multiplicité des victimes. L'invasion des lapins par les coccidies, les épizooties charbonneuses, la propagation de la rougeole, de la scarlatine, etc., résultent de la « densité » des agglomérations de la même manière que le passage de *meigenia floralis* d'une larve de criocère à l'autre, que l'infestation de chenilles par une tachinaire ou l'invasion des vignobles par le phylloxéra.

Parfois, même, l'extension d'un agresseur dépend *exclusivement* de la « densité ». C'est ainsi que, suivant Paillot, la propagation de *sporotrichum globuliferum* sur *blissus leucoterus* (Ching-buh), hémiptère qui ravage les céréales d'Amérique, ne peut se faire que si les insectes sont « massés en nombre tel que le contact entre eux soit facile ».

Le processus est particulièrement net dans les vignobles attaqués par l'eudemis et la cochylis. « Les cépages qui ont des inflorescences compactes, dit P. Marchal, sont, en général, plus ravagés que les autres ; les cépages à grappes lâches sont, en revanche, peu attaqués. On comprend, en effet, que les grappes serrées facilitent aux chenilles le passage d'une grappe à l'autre et, en outre, constituent un abri. »

Dans l'ensemble, le procédé ne diffère par aucun trait essentiel de ce fait banal qu'un renard égorge, dans un poulailler, autant de poules qu'il en trouve à sa portée. Il n'y a pas lieu d'insister.

La preuve est ainsi faite que la « densité » provoque des destructions importantes.

Ces effets, à vrai dire, n'avaient point passé tout à fait inaperçus. Darwin, traduisant une opinion fort répandue, écrit : « Quand une espèce se multiplie démesurément dans une région, des épidémies se déclarent souvent chez elle [1]. » Mais, de ces épidémies, il n'aperçoit pas les causes. Nous venons d'en examiner une ; il y en a d'autres, qui pèsent d'un poids très lourd dans le phénomène de la vie et de la mort des espèces. Lorsque, par exemple, la « densité » résulte d'une culture intensive, elle risque d'entraîner des

(1) *Op. cit.* p. 75.

changements suffisants pour en faire un milieu favorable au développement de certains parasites. Elle risque aussi, et surtout peut-être, non de modifier, mais d'augmenter, par effet de masse, la force d'attraction des plantes cultivées et d'attirer des agresseurs qui, en d'autres circonstances, auraient subi l'influence d'une victime différente. Des plantes cultivées attirent ainsi des parasites habituels de plantes sauvages : tel est, en particulier, le cas des microlépidoptères qui ont envahi la vigne.

### 3. — La quantité proportionnelle.

Cependant, si importante que soit son action, la « densité » ne fait pas tout. Il n'y a pas toujours une masse qui attire ; et la contagion n'est pas toujours possible. Les larves des vers trématodes, les larves des anodontes, les larves de crustacés parasites, et tant d'autres n'essaiment pas une fois fixées ; en outre, la « densité » des groupements de leurs victimes, souvent insuffisants en tant que masse attractive, ne favorise guère une destruction intense. Quand cette destruction a lieu, elle provient alors de la *quantité* des agresseurs.

Démontrer cette affirmation semble inutile ; elle porte sur des faits qui sont d'observation courante. Ne suffirait-il pas de rappeler les dégâts dus à la pullulation des lapins en certaines régions, les invasions de criquets migrateurs ? N'a-t-on pas signalé, à diverses reprises, les multiplications locales d'orthoptères indigènes, des chenilles de diverses espèces, l'envahissement du doryphore et de bien d'autres insectes qui portent de graves préjudices aux récoltes ? Bien mieux : n'est-ce pas une application anticipée de la « quantité » que les essais, réalisés par divers expérimentateurs, consistant à utiliser la multiplication des agresseurs d'une espèce nuisible à l'agriculture ?

Préconisé par Pasteur en 1874, en conséquence de ses découvertes microbiologiques, ce procédé a été repris par A. Giard, en 1893, avec un champignon parasite des hannetons ; et plus tard, en 1904, par Vaney et Conte avec *botrytis bassiana* pour infester l'Altise de la vigne ; il a pris une grande extension aux États-Unis.

Porte-t-on, sur ces faits, une attention suffisante ? Ne les considère-t-on pas comme de simples épisodes, négligeables au point de vue général ? L'erreur serait flagrante, car il s'agit, en réalité, de la question même de la vie des espèces se présentant dans des conditions où n'entre en ligne de compte aucun des prétendus moyens de défense. Il faut donc insister et mettre en valeur les effets de la *quantité* des agresseurs.

Ces effets ressortent en toute évidence lorsqu'on examine les parasites. Alors s'opposent, de façon saisissante, l'importance du nombre, tout ou moins du nombre relatif et l'inutilité des « défenses ». Dans certaines régions maritimes, par exemple, de petits mollusques bivalves, donax et tellines, renferment des sporocytes, larves de trématodes. A de rares exceptions près, tous les individus qui habitent le port en eau profonde de Boulogne sont ainsi détruits chaque année. Or, l'infestation d'un lamellibranche par un trématode ne résulte pas d'une contagion directe, puisque le cycle évolutif du parasite comprend un hôte intermédiaire : la destruction simultanée d'un si grand nombre de victimes exige la venue d'une quantité considérable de larves du trématode.

Le résultat pourrait être le même si, au lieu de se grouper en grand nombre dans des stations étroitement localisées, les victimes éventuelles se dispersaient sur une certaine étendue. D'évidence, il suffirait que la quantité relative de parasites soit assez considérable pour porter au maximum les possibilités de rencontre. Voici des faits significatifs : les chenilles d'*olethreutes oblongana* vivent, nous l'avons vu, dans les capitules de la Cardère sauvage. La plante pousse un peu partout ; on la rencontre dans les régions les plus diverses et, presque toujours, en abondance, répartie par pieds isolés, généralement peu distants les uns des autres, ou formant de véritables massifs. Or, d'une manière constante, et dans toutes les régions que j'ai visitées, chaque capitule renferme une chenille ; les capitules indemnes sont vraiment exceptionnels. Dans le Boulonnais, aux environs de Paris, en diverses régions du Sud-Ouest, j'ai ouvert plusieurs centaines de capitules et constaté cette extrême fréquence de la chenille. Voici donc une plante, représentée par un très grand nombre d'individus, dont chacun nourrit un parasite. Si tous ces individus occupaient un champ d'un

seul tenant, cette infestation généralisée pourrait résulter de la ponte d'un petit nombre de femelles passant d'une cardère à l'autre. Or, bien au contraire, ces individus sont dispersés sur un vaste territoire et répartis de façon telle qu'un nombre réduit de parasites ne parviendrait pas à les atteindre tous ; bien des capitules resteraient donc indemnes. Pour provoquer une infestation d'une pareille intensité, sur une plante si abondante, il faut qu'une nuée de femelles s'abatte sur les cardères. Bien entendu, le même pied reçoit souvent plusieurs œufs et, par suite, plusieurs chenilles pénètrent dans le même capitule : nous avons vu (1) qu'elles s'entre-tuent, et qu'une seule persiste.

Quoi qu'il en soit, ce cas vraiment typique montre bien que la multiplicité des individus d'une espèce victime, ne met pas nécessairement cette espèce à l'abri, car le nombre des agresseurs, ou leur activité, peut être plus considérable encore. Par là ressort toute l'importance et la signification de la *quantité relative*.

D'autres faits deviennent alors fort clairs. Tel le suivant : parcourant en tous sens un plateau de 60 ha. environ, je recueille 24 capitules d'une carduacée, *carduncellus mitissimus*. Sans être rare, cette plante n'abonde pas dans la région. Du moins, les individus qui la représentent sont constamment isolés, et distants les uns des autres. Ces conditions paraissent excellentes pour que le plus grand nombre d'entre eux échappe à tout agresseur représenté par une faible quantité d'individus. Seulement, la cardoncelle attire un charançon très répandu un peu partout, *larinus flavescens*. Sans doute, d'autres carduacées l'attirent mais elles font défaut sur ce plateau, de sorte que la cardoncelle seule exerce son influence sur le charançon. En conséquence, 20 des capitules recueillis renferment une larve de *L. flavescens* ou ses traces. Il y a plus : de ces 20 larves, une seule vivait encore ; des 19 autres, la dépouille existait seule ; à côté d'elle se trouvait une larve de *pimpla*. Or, cet ichneumon, lui aussi très abondant, vit aux dépens de plusieurs curculionides. Mais, en leur absence, seule la cardoncelle attire les *pimpla* nées sur le plateau même ou venant des pentes de la montagne. Tous les ans, je constate

(1) Voir p. 28.

ce parasitisme extrême ; et les chiffres que j'ai relevés se correspondent d'une année à l'autre.

Par elle-même, cette double agression, de la plante par le phytophage et de celui-ci par le zoophage, est caractéristique. En raison de la dissémination de la plante sur une étendue relativement vaste, le résultat observé ne peut provenir que de la présence d'un nombre relativement important de *larinus* et de *pimpla*. Rien n'oblige, d'ailleurs, que tous les individus de chaque espèce soient simultanément présents, car les bourgeons floraux de la cardoncelle ne se forment pas tous au même moment. L'essentiel est de constater la multiplicité des agresseurs. Supposer qu'un nombre très limité de charançons femelles, — moins de 20, par exemple — aurait suffi pour infester les cinq sixièmes des pieds de cardoncelle, ne correspondrait sûrement pas à la réalité. Cela reviendrait à supposer aussi une activité et une durée de ponte difficile à admettre, tant pour le charançon que pour l'ichneumon. Il faudrait supposer, en outre, une activité et une méthode de recherche fort invraisemblables. Lorsqu'un parasite, en effet, s'éloigne de la plante dans laquelle il vient de pondre, cette plante n'est pas exclue de la « recherche » ; rien n'empêchera le parasite de revenir sur elle : pour lui, le champ d'exploration demeure toujours semblable à lui-même. Si tous les pieds de cardoncelle croissaient côte à côte, en un groupe cohérent, un seul charançon rencontrerait chaque pied au bout d'un temps relativement court. La dissémination rend ce résultat pratiquement irréalisable ; elle exige la présence, simultanée ou successive, d'un grand nombre de pondeuses.

L'intérêt de ce cas ne se réduit pas à cet unique point de vue. Il fait ressortir le fait fondamental lui-même, puisqu'il met en évidence la survivance de quelques individus constituant un reliquat, sauvegarde de l'espèce. Ce reliquat est relativement important pour la cardoncelle, puisqu'il porte sur un sixième de l'effectif ; si réduit soit-il pour le charançon, un reliquat n'en existe pas moins. De plus, tant pour la plante que pour l'insecte, ce reste n'est pas le résidu d'un conflit ; il est l'effet d'un complexe de conditions dans lequel n'entre à aucun titre la valeur propre des individus. C'est précisément cette complexité et son résultat qu'il importe d'envisager et de retenir dans tous les cas.

Au surplus, le cas de la cardoncelle et de *larinus flavescens* n'est pas unique. Un autre charançon, également commun, parvient à pondre, sinon dans tous les capitules des cirses lancéolés d'une région, du moins dans la très grande majorité d'entre eux ; un autre encore fait de même pour le cirse des champs. Ici, la *quantité* des phytophages n'est pas une déduction ressortant des faits, elle est un fait : disséminés ou groupés, seuls quelques pieds isolés échappent à l'attaque. Dès la mi-juin, on constate aisément, sur nombre de cirses, la présence d'un ou de plusieurs couples de charançons. Leur activité dure 3 à 4 semaines pour l'un, plus de deux mois pour l'autre. Les couples passent d'un capitule à l'autre, d'un cirse à l'autre. Les couples sont si nombreux qu'ils ne laissent finalement indemnes qu'un nombre restreint de capitules. D'ailleurs, le même capitule reçoit souvent plusieurs œufs.

Si une infestation pareillement intense exige une quantité relative d'agresseurs assez considérable, il n'est pas indispensable que ces agresseurs appartiennent à la même espèce. Fréquemment, du reste, à la « quantité » strictement limitée aux individus d'une espèce, s'ajoute ou se substitue la « quantité » correspondant à la somme des individus de plusieurs espèces. Parfois, l'une d'elles domine nettement, quant au nombre, les autres n'apportant à la destruction qu'un faible appoint. Parfois, au contraire, la multiplicité des individus provient surtout de la multiplicité des espèces.

L'examen des agresseurs du cirse lancéolé offre un bel exemple de la première éventualité. Outre les larves de *larinus turbinatus*, agresseur principal, bien d'autres vivent dans les capitules du chardon : celles d'un autre charançon, les chenilles de divers microlépidoptères, 4 au moins, les larves d'un diptère qui déterminent de volumineuses galles aux dépens du réceptacle. L'ensemble de ces agresseurs n'équivaut pas comme nombre, tant s'en faut, à celui du charançon. Cependant, les dégâts qu'ils commettent s'ajoutent à ceux que commet ce dernier. Certes, plusieurs des individus de l'une des espèces s'attaquent parfois à un capitule où vit déjà une larve de charançon ; mais fréquemment beaucoup d'entre eux détruisent des capitules encore indemnes. La persistance du cirse serait donc fort compromise, si certaines conditions, dont nous aurons à

parler, ne donnait un reste, qui assure la sauvegarde de la plante.

Quant à la seconde éventualité, où la masse des agresseurs résulte de l'accumulation des espèces (plusieurs chenilles et un charançon) en fournissent des exemples frappants :

La chenille de *zygaena occitanica* vit solitaire, sur le feuillage de *dorycnium suffruticosum*. Les pieds de cette papilionacée, sans être très isolés les uns des autres, forment rarement un champ continu de quelque étendue. En conséquence, les chenilles ne constituent jamais un rassemblement qui permette à un seul agresseur de faire un grand nombre de victimes. Ces chenilles, cependant, sont attaquées par de nombreux parasites : trois espèces d'hyménoptères, deux diptères et un champignon, au moins. Aucun de ces agresseurs pris à part ne commet, à l'ordinaire, de ravages sérieux et, chacun, s'il était seul, serait négligeable quant à la vie de l'espèce de zygène. Comparés entre eux, leur action destructive paraît être sensiblement équivalente. Mais, si faibles que soient ces actions isolées, leur somme n'en atteint pas moins un chiffre important. C'est au point que la moitié des cocons renferme l'un ou l'autre des parasites, quelquefois deux d'entre eux; et je ne tiens compte que des chenilles qui, en dépit des parasites, ont filé un cocon. Toutes les chenilles détruites avant ce moment, tous les adultes victimes de prédateurs échappent à notre observation. Dès lors, le déchet est vraiment considérable, au point que, sans être rare, l'espèce n'est cependant pas commune dans la région où je l'ai observée.

Les faits relatifs à *larinus stehelinae* sont très comparables. Voici, à son sujet, quelques chiffres précis. Enfermé dans le capitule de *stehelina dubia*, la larve du charançon se développe à l'abri de bractées coriaces qui devraient lui assurer, ce semble, une protection efficace. De plus, les capitules infestés étant dispersés au milieu d'un grand nombre de capitules sains, la larve est isolée ; cet isolement constitue une protection relative. Néanmoins, en dépit de conditions si favorables en apparence, peu de charançons atteignent l'état parfait. Une étude statistique m'a fourni des précisions : sur 938 capitules infestés, soigneusement recueillis touffe après touffe, en septembre, 4 % seulement renfermaient un charançon adulte, vivant et sain. D'une touffe à l'autre, la proportion demeure comparable. Que

deviennent les larves qui forment le contingent de 96 % ? Elles meurent victimes de parasites appartenant à trois espèces d'hyménoptères que j'ai obtenus d'élevages, et à des champignons. Parmi les hyménoptères, l'une des espèces paraît plus riche en individus que les deux autres ; toutefois la différence n'est pas très sensible ; en fait les trois espèces contribuent à la destruction intense du charançon de la stéhéline. En tenant compte de l'activité des prédateurs, ce qui reste des charançons est, tous les ans, fortement réduit. Ce reste suffit, pourtant, à maintenir l'espèce. Son existence serait, sans doute, très menacée si la quantité des agresseurs augmentait, même légèrement ; si, par exemple, un hyménoptère proctotrypide, négligeable en raison de sa rareté, se multipliait de façon marquée. Mais, dans le jeu normal des phénomènes, nous y reviendrons, la quantité des agresseurs ne se maintient guère constamment avec la même valeur.

Les élevages de *plusia gamma*, chenille abondante dans les champs de luzerne, donnent quatre espèces d'hyménoptères parasites qui détruisent les 5/6 au moins des chenilles. Encore faut-il ajouter que la captivité met les chenilles, à l'abri des araignées, et des autres prédateurs.

De leur côté, Howard et Fiske apportent une importante contribution à cette question de la « quantité spécifique ». Ils comptent, en Europe, 25 agresseurs de *lymantria dispar* et 26 d'*euproctis chrysorrhea*, chenilles nuisibles à un grand nombre d'arbres. Parmi ces parasites, les uns s'adressent seulement aux œufs, d'autres aux chenilles, d'autres, enfin, aux chrysalides. Ensemble, ils ne laissent survivre qu'un nombre relativement faible d'insectes parfaits ; parmi ces derniers, tous n'échappent pas aux causes diverses de destruction, si bien que le « reste » utile se trouve assez réduit ; les faits prouvent qu'il suffit à maintenir l'espèce.

## 4. — Rôle du polyphagisme.

Une objection cependant se présente. Le régime alimentaire d'un grand nombre d'agresseurs n'est pas toujours étroitement limité ; plusieurs d'entre eux sont polyphages dans des limites variables. Le polyphagisme n'aurait-il

pas pour effet d'opposer, à une quantité considérable d'agresseurs, une quantité équivalente de victimes ? et, dans ces conditions, la question du nombre relatif des premiers ne perd-elle pas une grande partie de son importance? Sans doute pourrait-on se contenter, pour répondre, de renvoyer aux faits précis que je viens de rapporter ; ils montrent, à l'évidence, que le polyphagisme n'a pas de telles conséquences. Il convient, cependant, d'en rechercher la raison.

Une remarque aussitôt apparaît : s'il ne s'agissait que du *nombre* d'individus d'une seule espèce d'agresseur, l'extension de son régime augmenterait effectivement le nombre des espèces victimes : les pertes seraient partagées entre elles, en fonction de conditions diverses ; dès lors la quantité d'un côté s'opposerait vraiment à la quantité de l'autre. Mais, en réalité, les agresseurs polyphages sont nombreux et beaucoup d'entre eux ont, en partie, le même régime alimentaire. Par suite, tout se passe, quant au résultat, comme si, les victimes se multipliant, les agresseurs se multipliaient aussi, comme si chaque victime était, pour chaque agresseur, une proie spécifique. Pour que le polyphagisme accrût la proportion des victimes vis-à-vis d'un agresseur déterminé, il faudrait que ces victimes ne soient, et ne puissent être, en même temps celles d'un autre agresseur. En fait, la même espèce peut devenir la proie de plusieurs polyphages.

En outre, il convient de ne pas oublier que « polyphagisme » ne *signifie* pas *indifférence*. Certaines substances attirent l'agresseur plus vivement que d'autres ; et il ne va vers celles-ci qu'en l'absence des premières. Dès lors, dans une région donnée, tout agresseur se comporte comme s'il avait un régime limité. Nous avons vu, par exemple [1], que certaines chenilles placées entre deux chardons « choisissent » l'un d'eux ; ou que tel parasite attaque de préférence certaines chenilles, alors qu'il rencontre dans les mêmes lieux, dans le même temps et sur la même plante des chenilles d'autres espèces.

Du reste, les victimes ne vivent pas toujours simultanément dans les mêmes lieux ni à la même époque. Parfois, lorsque le parasite éclôt en été, les victimes éventuelles

(1) Voir p. 173.

ont subi leur transformation. Le parasite infestera donc un hôte différent ; mais, ni cet hôte, ni le précédent, n'augmenteront le nombre des victimes de ce « polyphage », au moment considéré.

Assurément, le polyphagisme intervient dans la vie et la mort des espèces. Toutefois, il n'exerce pas l'action que les naturalistes lui attribuent d'ordinaire. Cette action se ramène à diminuer les pertes des espèces les moins nombreuses en individus : leur faible quantité augmente les chances de survie.

Pareille affirmation ne correspond pas, en apparence, aux probabilités, suivant lesquelles les pertes devraient être proportionnelles entre toutes les espèces. Mais il importe de tenir compte de l'influence des tropismes et de la masse attractive. Réunis en quantité suffisante, des organismes à faible pouvoir d'attraction individuelle forment une masse capable de contrebalancer l'attraction, de valeur individuelle plus grande, qu'exercent les représentants d'autres espèces, vivant isolément ou réunis en quantité moindre ; la multiplication et la simultanéité des petits effets produisent nécessairement ce résultat : l'agresseur obéira à l'attraction la plus forte. Les pertes entre les victimes ne pourraient donc être proportionnelles que si, pour un pouvoir attractif égal, les individus de toutes les espèces étaient répartis de façon comparable.

Par suite, l'importance de la « quantité » reste entière. Aussi bien s'agit-il d'un phénomène dont l'évidence s'impose puisque, sans en mesurer la portée générale, les agriculteurs l'utilisent pour la destruction des espèces nuisibles aux plantes cultivées. Toutefois, si évident soit-il, le phénomène devait être soumis à l'analyse. Il importe de ne pas perdre de vue que la proportion relative des victimes et des agresseurs varie infiniment au gré des cas particuliers. Si, très souvent, la quantité des premières dépasse suffisamment celle des secondes pour que les pertes ne mettent pas en péril l'existence de l'espèce, souvent aussi les agresseurs sont assez nombreux pour atteindre la très grande majorité des victimes dans une région donnée. Fréquemment, en réalité, les effets de la quantité des agresseurs sont considérables, en dépit des dispositions supposées capables de « protéger » les victimes éventuelles.

Mais, quelle que soit leur importance, ces effets ne vont pas jusqu'à la destruction totale des victimes. Constamment, et si réduit soit-il, un certain nombre d'individus échappent à la destruction et sont le point de départ d'un repeuplement. Ainsi s'explique la persistance surprenante des donax et des tellines de la côte du Boulonnais, celle des cardères, des cirses et autres espèces en toutes régions.

# CHAPITRE IV

## COMPÉTITION ET ASSOCIATION

Toutefois, une analyse des effets de la « densité » et de la « quantité » ne doit pas se restreindre à l'interaction des agresseurs et des victimes. L'accumulation d'organismes, semblables ou différents, dans une région donnée plus ou moins étroite entraîne nécessairement une interaction, aussi bien entre les victimes qu'entre les agresseurs eux-mêmes : de nouvelles causes de persistance ou de destruction en résultent.

### 1. — Hyperprédatisme et hyperparasitisme.

L'accumulation d'individus dans un espace limité ne saurait, en effet, se prolonger indéfiniment. S'il s'agit d'organismes libres, ils se dispersent quand toute possibilité alimentaire vient à manquer. Mais, pour les organismes incapables de se déplacer, il n'en va pas de même. Les plantes trouvent pendant longtemps des matériaux indispensables. La chute des feuilles, l'absorption des gaz atmosphériques par le sol, les apports du ruissellement, renouvellent le milieu. Néanmoins, quand les individus se multiplient, un moment vient où la ration de chacun d'eux devient insuffisante. De même, pour les animaux fixés, l'apport de l'environnement, qui assure l'existence d'une colonie, ne l'assure plus si cette colonie augmente. Il en pourra résulter des faits de cannibalisme.

Si nous envisageons plus spécialement les agresseurs,

nous apercevons aussitôt les conséquences de la rencontre de deux ou de plus de deux d'entre eux sur une même victime. La fréquence de cette rencontre sera fonction de la quantité relative des agresseurs.

Pendant longtemps, les naturalistes ont admis qu'un « instinct » spécial empêchait un agresseur de venir là où un autre se trouvait déjà. Notamment, ils prétendaient qu'un seul parasite vit dans un hôte dont la masse ne suffirait pas pour deux. Cette assertion repose sur une illusion. L'examen systématique de toutes les noisettes (plus de 5 000) d'une touffe de noisetiers m'a permis d'établir que quelques-unes d'entre elles ont reçu deux, voire trois œufs du charançon. Et l'étude statistique prouve que la rencontre de deux larves dans un même fruit se produit conformément aux probabilités, étant donné le nombre des fruits et celui des femelles pondeuses. Seulement, lorsque les deux larves issues d'une double ponte entrent en contact, quelle que soit l'abondance de la nourriture, ces larves échangent des coups, et la mort de l'une d'elles, sinon des deux s'ensuit. Nous avons vu qu'il s'agit là d'un comportement très fréquent [1].

Ainsi la rencontre d'individus, semblables ou non, attirés par la même victime, fait surgir un conflit. La mort d'un certain nombre d'entre eux s'ensuit ; mais non pas forcément la mort pure et simple. Si, parfois les plantes meurent et se désagrègent, parfois l'un des individus, au lieu de tuer son compétiteur, s'accroche à lui, devenant son parasite. Bien que n'ayant pas été directement constaté, le fait paraît certain.

L'expérience cruciale de Molliard prouve, en effet, qu'une plante libre quelconque se transforme directement en parasite, sous l'effet des circonstances, tant au point de vue physiologique qu'au point de vue morphologique. C'est ainsi qu'une radicelle de cresson alénois introduite dans les tissus d'une tige de haricot s'enfonce d'emblée dans ces tissus, sécrète un suc qui les digère et prend la forme de suçoir, tout comme les racines des plantes habituellement parasites. A cette expérience démonstrative répond l'observation de Pée-Laby : une Passiflore, plante habituellement non parasite, vivant aux dépens d'un fusain à côté duquel

(1) Voir p. 29.

elle avait été semée. La base de la tige de la passiflore renflée plonge dans la racine du fusain ; du renflement partent des cordons suceurs qui se ramifient et forment une masse lenticulaire, un véritable suçoir (fig. 26).

Dès lors, nous concevons fort bien que, parmi les racines des végétaux accumulés dans un espace restreint, certaines d'entre elles pénètrent dans les tissus des plantes voisines et détournent à leur profit tout ou partie des matériaux absorbés.

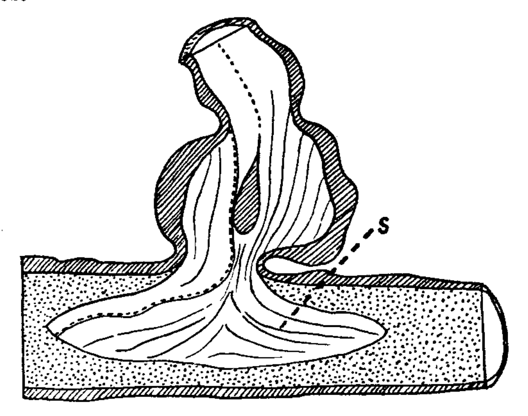



FIG. 26. — Passiflore formant un suçoir S dans une racine de fusain. (*D'après Pée-Laby.*)

L'existence de parasites partiels, sinon facultatifs, résulte vraisemblablement de ce processus. Certaines plantes, telles que *osiris alba* et *odontites rubra*, réagissent dans ce sens avec une telle facilité qu'elles développent des suçoirs dans leurs propres racines.

Chez les animaux existe un processus parallèle. La preuve paraît faite, en particulier, que certains hyménoptères du genre *bracon*, parasites de larves diverses vivant sur des végétaux, sont avant tout attirés par le végétal plutôt que par la larve. Les observations que Picard et moi avons faites sont, à cet égard, fort significatives. Et au fond, le comportement de ces hyménoptères diffère peu de celui

des tachinaires qui, attirées par une plante qui attire également les femelles d'autres insectes, infesteront les larves de ces derniers. Sans doute l'un des agresseurs de la plante se comporte-t-il en phytophage et l'autre en zoophage ; mais d'autres espèces sont indifféremment parasites directs ou hyperparasites du même hôte.

Du reste, la réduction des substances alimentaires, dans les régions où surabondent certains agresseurs, prépare le parasitisme des uns en affaiblissant la vitalité des autres. Sans doute, le parasitisme pourrait se produire sans cet affaiblissement préalable ; mais il lui apporte une aide efficace. Émile Laurent le montre clairement en rendant parasites des bactéries qui ne le sont pas dans les conditions habituelles. Il suffit de fournir à diverses plantes cultivées une nourriture défectueuse, pour que les bactéries se développent à leurs dépens. Même, elles acquièrent une virulence qui les rend capables d'attaquer des plantes mieux nourries.

Bien que la preuve expérimentale manque, certains faits indiquent que des phénomènes analogues se produisent chez les animaux : dans certaines conditions, parasites et prédateurs en arrivent à prendre leurs compétiteurs pour victimes : l'incident est banal ; mais sa signification biologique passe inaperçue, car le prédatisme n'intéresse guère, et l'hyperprédatisme paraît un non-sens. Pourtant, de l'hyperprédatisme considéré sous un certain angle découlent d'importantes conclusions. A cet égard, les judicieuses observations de Ch. Ferton, sur deux hyménoptères (*pompilus rufipes* et *P. pectinipes*) sont très suggestives. Le premier de ces pompiles vit en colonies, et les membres de ces colonies poursuivent, forcément, les araignées d'une même zone. Suivant que, dans cette zone, la quantité de celles-ci dépasse la quantité de ceux-là, l'égale ou lui est inférieure, les conditions capables de mettre en compétition les agresseurs diminuent ou augmentent. En fait, il semble que, souvent, le nombre des araignées ne suffit pas à la consommation de *P. rufipes* : deux d'entre eux, ainsi que Ferton l'a vu, tirent alors sur la même proie, jusqu'à ce que l'un d'eux lâche prise.

Il y a plus. La rareté des araignées conduirait certains pompiles à s'emparer du nid et de la proie des autres. *P. pectinipes*, par exemple, pénètre dans le nid de *P. rufipes*,

détache l'œuf pondu sur les proies paralysées et dépose son œuf à la place. Or, en raison de leur ressemblance très étroite, Ferton n'hésite pas à admettre que *P. pectinipes* est un *P. rufipes* devenu hyperprédateur.

Ces déductions, très vraisemblables, trouvent un ferme appui dans les expériences d'Edmond Bordage et les observations d'Émile Roubaud. Bordage empêche diverses femelles d'hyménoptères prédateurs de construire et d'approvisionner leur nid : en conséquence, ces femelles finissent par perforer des nids construits par d'autres femelles de la même espèce ou d'espèce différente et déposent leurs œufs. Même, avant de pondre, *T. scutifrons* extrait « l'araignée qui porte sur son flanc l'œuf de la propriétaire légitime du nid ». De son côté, Ém. Roubaud constate un comportement analogue provoqué par la disette chez *eumenes tinctor* : des femelles déposent leurs œufs dans des loges construites par d'autres femelles de même espèce.

Ces expériences et ces observations montrent qu'un organisme passe, sans transition, du prédatisme à une sorte d'hyperprédatisme ; elles montrent surtout que la condition déterminante de cette variation du comportement réside dans l'insuffisance des proies habituelles. Et, par là, s'accroissent les risques de destruction d'une espèce.

De cet hyperprédatisme, l'hyperparasitisme ne diffère probablement pas quant à l'une de ses causes possibles. Placé en face d'un concurrent, le parasite se trouve dans des conditions nouvelles, en présence d'un organisme différent de celui aux dépens duquel ses pareils vivent habituellement. Peut-être mourra-t-il ; mais peut-être aussi se comportera-t-il, vis-à-vis du concurrent, comme il se serait comporté vis-à-vis de sa victime normale et en fera-t-il sa proie, — ou inversement, suivant le sens des influences du moment.

Cette manière de comprendre le phénomène découle surtout du fait que, parmi les hyperparasites, tous ne sont pas hyperparasites stricts et vivent aussi bien en parasites directs qu'indirects aux dépens de la même espèce. La différence dépend, sans doute, d'une rencontre entraînant une compétition. A titre d'exemple, indiquons que le même hyménoptère infeste aussi bien les larves du charançon de la stéhéline que l'ichneumon leur parasite. Howard et

Fiske signalent des faits analogues. En aucune façon ne se pose la question du plus apte.

Assurément, quand l'hyperparasite attaque un organisme qui vit à découvert, telle que la sacculine parasite des crabes, elle-même victime des liriopsidae, l'ensemble des conditions est celui du parasitisme direct. Mais, en d'autres circonstances, l'hyperparasitisme montre comment certaines espèces échappent à la destruction, tandis que d'autres n'en tirent pas bénéfice.

Sur ce point essentiel, il convient de préciser : une espèce ne devient hyperparasite que dans des conditions déterminées. Souvent, en effet, lorsque deux agresseurs se rencontrent, ils n'ont l'un pour l'autre aucune affinité spéciale : la même victime les attire, mais aucun des deux n'attire l'autre. En conséquence, se trouvant en présence, ils échangent des coups et l'un des deux, au moins, succombe. Mais il devra sa perte à des conditions locales et momentanées, qui n'ont rien de spécifique. Changeant au gré des cas particuliers, ces conditions, avantageuses aujourd'hui, pour un organisme, ne le seront pas demain : dès lors, il s'agit, non d'hyperparasitisme vrai, mais d'incidents variables de la compétition.

S'il arrive, au contraire, que l'un des agresseurs attire l'autre, le premier deviendra la proie du second. Chaque fois, en effet, que des organismes d'espèces différentes se rencontrent au voisinage immédiat d'une victime commune, l'attraction qui entraîne l'un des deux vers l'autre s'exerce bien avant qu'ils entrent directement en contact. Par suite, les chances de détruire son compétiteur augmentent, pour l'organisme attiré, en fonction même de l'attraction qui l'entraîne. Venant vers sa victime éventuelle, il se trouve naturellement, vis-à-vis d'elle, dans des conditions plus favorables que si elle marchait à sa rencontre ; tous deux risqueraient, alors, de se trouver face à face. En cette dernière éventualité, les possibilités de destruction sont partagées. Dans la première, en revanche, les conditions les meilleures sont pour celui qui tombe sur l'autre : l'hyperparasite court cependant quelques risques, peu nombreux, mais indéniables.

On se rend compte que l'hyperparasitisme occasionnel pourra devenir habituel. La transformation s'effectuera d'une manière fort simple, en fonction de la nature des

influences que les organismes exercent les uns sur les autres : il suffit que l'un des agresseurs attire son compétiteur plus fortement que ne l'attire la victime commune.

Occasionnel ou constant, l'hyperparasitisme modifie les chances de persistance. Ces chances augmentent, évidemment, pour l'hyperparasite ; elles diminuent pour le compétiteur devenu victime. Du même coup, les possibilités de survie de la victime commune augmentent, puisque l'hyperparasitisme entraîne la mort d'un certain nombre d'individus de l'espèce parasite directe.

Ainsi, la compétition transforme, et en divers sens, les conditions de la vie ou de la mort des espèces, sans que se pose la question du plus apte.

## 2. — **La coopération.**

L'accumulation des organismes dans certaines conditions ne détermine pas nécessairement la compétition et ses conséquences. Parfois, au contraire, de cette accumulation résulte un mode d'association tel que l'activité des uns favorise l'existence des autres. Une sorte de mutualisme en résulte, qui joue un rôle important dans l'interaction des espèces. Alfred Giard, le premier, en a compris l'intérêt et l'importance. Dès 1876, il signalait la succession des parasites sur l'Orme, succession telle que chacun semble préparer la venue du suivant : un coléoptère, *scolytes multistriatus*, attaque tout d'abord les rameaux jeunes ; ceux-ci meurent ; les grosses branches d'où ils proviennent deviennent alors la proie d'un autre scolyte (*S. geoffroyi*). Par suite, à la base de ces grosses branches mutilées et mourantes, se fixe un champignon. Ce n'est pas tout ; dans ces arbres très délabrés vient pondre un papillon, *zeuzera aesculi*, tandis que *orchestes alni* mange les feuilles des dernières pousses. Ajoutons que les galéruques, qui dévorent les feuilles des ormes sains, commencent à diminuer leur résistance.

Quelques années plus tard, A. Giard et J. Bonnier signalaient la coïncidence très fréquente sur le Crabe (*carcinus maenas*) d'une sacculine et d'un bopyrien. De son côté, Fritz Muller, Fraisse après lui, ont constaté une coïncidence analogue : F. Muller l'attribuait à une action méca-

nique, le grand écartement que détermine la sacculine entre la queue et le bouclier sternal du crabe faciliterait l'arrivée du second parasite. En réalité, Giard l'a montré, la Sacculine transforme le métabolisme du crabe et prépare ainsi le terrain au bopyrien.

Une observation attentive permet de multiplier les faits de cet ordre. On sait, par exemple, que les larves d'*œdemera*, insecte coléoptère, vivent dans les vieilles tiges de diverses plantes. Or de telles tiges ne se rencontrent pas en toutes saisons ; mais le bois des tiges vivantes est labouré par des larves d'autres insectes : ce sont elles qui préparent les conditions favorables à la vie des larves d'*œdemara* : à cet égard, les faits sont nombreux et décisifs. Ainsi s'établit une relation entre divers organismes, les uns tirant profit des modifications provoquées par l'activité des autres.

Des relations de même ordre s'établissent en bien d'autres circonstances. Une expérience de H. M. Vernon, si ancienne soit-elle (1898), est, à cet égard, fort suggestive. Elle montre que les algues vertes qui vivent dans un aquarium d'eau de mer suppriment l'ammoniaque libre et favorisent le développement des larves d'un oursin, tandis que les algues rouges, augmentant à la fois ammoniaque libre et ammoniaque combiné, nuisent aux mêmes larves. De même, une eau précédemment habitée par des poissons, des crabes, des mollusques, des holothuries constitue un excellent milieu pour les larves de *S. lividus*, tandis qu'une eau où ont vécu des larves d'oursins en constitue un mauvais. Ces larves, en effet, puisant dans l'eau les mêmes matériaux, l'appauvrissent, tandis que les résidus des échanges d'autres organismes créent, pour ces larves, un régime satisfaisant.

P. Fauvel met en évidence des faits concordants, montrant les conséquences de la multiplication des moules sur une côte rocheuse. Le très grand nombre des coquilles et la surabondance des filaments de byssus retiennent la vase qui s'accumule. Dès lors, les animaux qui vivent en eau pure, éponges, bryozoaires, hydraires, ascidies composées disparaissent, tandis que les annélides se multiplient. Pour être d'ordre mécanique, le rôle des moules ne met pas moins en évidence l'un des effets de l'interaction des organismes et ses conséquences sur la persistance ou la disparition des espèces.

Les associations végétales font ressortir un autre aspect

du même phénomène. Molliard a montré, par exemple, qu'un champignon, *ascobolus furfurascens*, ne fructifie pas en culture pure. Mais associé à une bactérie provenant de cultures accidentellement impures, il fructifie normalement. Molliard admet que d'autres champignons doivent se comporter de la même manière. Les recherches ultérieures de Pinoy, de Aug. Sartouy ont montré la justesse de cette vue. Pinoy ne parvient à cultiver une myxobactérie (*chondromyces crocatus*) qu'en l'associant avec un *micrococcus*. Sartory, pour sa part, n'obtient la fructification d'une levure ou d'un *aspergillus* qu'en présence d'une bactérie.

Sans doute, en ces divers cas, la présence de l'organisme ou des organismes qui modifient le milieu n'est pas indispensable. D'autres influences, le simple apport d'une substance chimique inerte notamment, produirait une modification analogue. Mais ces influences n'entrent que rarement en jeu ; en fait, la succession d'organismes ou leur association dans un même milieu créent des conditions favorables.

Il ne s'ensuit nullement, du reste, que l'association crée ces conditions en toutes circonstances. De l'association à la compétition la distance n'est pas grande, et la transformation de l'une dans l'autre s'accomplit parfois. Sartory note, par exemple, que l'*aspergillus niger* ne fructifie pas si la bactérie associée prend une trop grande extension : pour une différence légère, l'une des conditions qui assurent la persistance d'un organisme contribue à sa disparition.

Ces faits s'accordent avec ce qui se passe parfois quand un organisme détermine une galle sur une plante. Le développement de cette galle n'est pas toujours, au moins au début, nuisible à la plante. M.-L. Verrier a montré, nous l'avons vu, que la galle procure parfois, au début de sa formation, un certain bénéfice au végétal. C'est ainsi que la galle produite sur un jonc (*juncus conglomeratus*) par un hémiptère (*livia juncorum*) provoque un accroissement de l'appareil végétatif. De même, différents diptères du genre *urophora* déterminent une galle dans le capitule de composées. L'effet produit varie suivant le nombre des larves qui éclosent et se développent. Quand ce nombre est limité, l'accroissement de la galle, augmentant la circulation de la sève, active l'évolution des fleurs et la maturation des graines. En revanche, si la ponte du diptère est

abondante, le développement des larves provoque la castration partielle ou totale.

En bien d'autres circonstances, la réunion de divers organismes n'a aucun effet, utile ou nuisible. Fréquemment, par exemple, sur un rocher, sur une coquille — vide ou habitée — se fixent des êtres divers formant un « complexe biologique ». La réunion de ces organismes résulte de pures coïncidences ; aucun d'eux ne tire avantage de la présence des autres. Souvent, même, ils se gênent mutuellement. Tous se nourrissent aux dépens des matériaux qu'apportent les courants marins ; ils prennent ce qui passe : ni compétition ni entr'aide ne s'exercent.

Les naturalistes admettent que, dans certains cas, un organisme fixé sur un animal, ou vivant à ses côtés, — telle l'actinie fixée sur la coquille qui abrite un pagure, ou l'annélide, *nereis fucata* qui vit à l'intérieur même de cette coquille — se nourrissent aux dépens des substances qu'abandonne la pagure. J'ai montré l'erreur commise et comment il fallait comprendre ce « commensalisme » : les besoins alimentaires ne prennent aucune part à la formation de ces « complexes ».

L'ensemble de ces faits caractérise la vraie nature des liens qui unissent les espèces « associées ». Ces liens n'ont rien de nécessaire ; ils résultent de la convergence des individus vers un centre attractif commun, et des circonstances diverses qui règlent leur multiplication. Mais pour que cette convergence ait lieu et que ces circonstances interviennent, pour qu'un groupement d'organismes s'établisse, encore faut-il que ces organismes soient soumis à une influence commune et entrent en contact. Certes, suivant la répartition et le nombre de ces influences, les conditions qui déterminent le rapprochement augmentent ou diminuent. Cependant, d'autres conditions interviennent : les unes dispersent les individus, annihilant ainsi les effets de l'attraction qui les réunit ; les autres, au contraire, les rapprochent, favorisant la production de ces mêmes effets.

## CHAPITRE V

# LA DISPERSION DIFFÉRENTIELLE

Ces conditions appartiennent à un autre ordre de faits. Si, pour qu'un organisme vive, l'aliment est une condition nécessaire, il n'est pas une condition suffisante. Les échanges de cet organisme ne s'effectuent que grâce à l'action d'une série d'influences : température, état hygrométrique, état du sol, intensité et qualité de l'éclairement, altitude, et bien d'autres encore formant un complexe climatique. Le complexe diffère suivant les régions ; dans une même région, il subit des variations, périodiques ou accidentelles. Et il existe aussi des aires, d'étendue variable, où certaines influences diffèrent des influences de l'ensemble de la région, constituant ce qu'il est actuellement convenu d'appeler un « microclimat ». Toute différence qui intervient ainsi exerce une action sur les organismes, qu'ils soient transportés d'une région dans une autre ou soumis sur place à des variations extérieures.

Dans leur ensemble, ces faits relatifs aux différences ou aux variations climatiques, édaphiques et autres sont anciennement connues ; leurs conséquences sur l'interaction des organismes ont été beaucoup moins remarquées. Et pourtant, si la dispersion géographique ou saisonnière, examinée dans ses grandes lignes, offre un véritable intérêt pour l'histoire particulière de chaque espèce, elle n'en offre pas moins pour le problème général des causes de la persistance ou de la disparition des espèces.

Ce dernier point de vue n'a pas échappé, et ne pouvait échapper aux paléontologistes. L'étude stratigraphique des

fossiles conduisait nécessairement à remarquer les changements des faunes et des flores suivant les étages, et la disparition de certaines espèces ; elle conduisait, par suite, à rechercher l'origine de ces changements ; les variations considérables des facteurs cosmiques s'imposaient avec évidence.

A l'époque actuelle, l'amplitude et l'intensité de ces variations paraissent beaucoup moindres et peu capables d'entraîner la destruction de tous les individus constituant une espèce. Mais d'autres variations se produisent, d'autres différences existent, qui jouent dans la nature actuelle un rôle prépondérant quant à la vie des espèces. Variations et différences se résument dans cette constatation banale que tous les organismes ne supportent pas de la même manière les mêmes influences. Certains organismes réagissent sans subir de changements apparents, tandis que d'autres réagissent par des modifications de leur cycle évolutif, par leur apparence extérieure ; d'autres enfin cessent de vivre. Mais il est encore un effet qui nous intéresse plus directement ici : quels qu'ils soient, les changements des influences extérieures aboutissent souvent à séparer victime et agresseur, parce qu'ils suppriment la concordance exacte de leurs aires de dispersion. La dispersion des uns déborde celle des autres, si bien que dans une zone plus ou moins étendue, les victimes se trouvent séparées de leurs agresseurs habituels. Cette disjonction des aires fait ressortir toute l'importance des variations et des différences cosmiques.

L'examen des différences nous retiendra d'abord. A leur sujet, l'observation simple fournit des faits précis assez caractéristiques : sans montrer, peut-être, la dispersion différentielle tout entière, ces faits donnent, du moins, des indications nettes sur ses divers aspects.

### 1. — Les différences locales.

Des différences légères, et locales, suffisent souvent pour séparer un organisme de son agresseur habituel.

J'ai constaté, par exemple, que les capitules des pieds de la stéhéline qui croissent sur le versant nord des montagnes aveyronnaises ne renferment pour ainsi dire jamais de

larves du *larinus stehelinae* ; en revanche, les capitules des pieds qui croissent sur le versant sud en renferment presque tous. Ce n'est pas que le charançon ne puisse vivre sur les pentes exposées au nord ; mais la différence d'exposition suffit pour modifier la végétation de la plante et la mettre à l'abri du parasite : les stéhélines exposées au nord fleurissent sensiblement plus tard que les autres ; cette différence tient à la brièveté relative de l'insolation quotidienne sur le versant nord. Un abaissement de la température moyenne en résulte qui, si faible soit-il, provoque un retard appréciable de la végétation. Par suite, au moment où les *larinus* sortent de leur coque, ils trouvent vers le sud des bourgeons floraux développés, tandis qu'il n'en existe pas encore vers le nord. Les femelles pondent sur les premiers ; et elles ont terminé leur ponte quand apparaissent les seconds.

Objectera-t-on que les causes qui retardent le bourgeonnement de la stéhéline devraient également retarder la ponte du charançon, rétablissant ainsi la concordance ? Sans doute ; mais il convient de remarquer que le charançon atteint l'état adulte vers la mi-septembre, passe l'hiver enfermé dans le capitule même dont il dévore le contenu : il se trouve prêt à sortir dès le printemps, ayant atteint l'état de maturité sexuelle. Tous les individus l'atteignant, par conséquent, bien avant le moment de leur sortie. Les premières chaleurs, la température, souvent très élevée aux heures où le soleil darde sur ces pentes, provoque cette sortie ; elles la provoqueraient aussi bien du côté nord que du côté sud : mais c'est de ce dernier côté que les charançons trouvent les bourgeons suffisamment développés qui les attirent. Par suite, même si un larin venait tardivement pondre dans un capitule exposé au nord, le fait demeurerait exceptionnel : la discordance entre la sortie de l'insecte et le développement des bourgeons s'opposerait à la multiplication des parasites dans cette zone. Faut-il penser que la différence des températures moyennes ne suffit pas à maintenir l'insecte dans les régions sud ? Peut-être ; mais serait-ce vrai, qu'il s'agirait, à coup sûr, de conditions climatiques accessoires. Peu importe que leur action s'exerçât directement sur la plante et, par contre-coup, sur l'insecte, ou directement sur celui-ci, ou à la fois sur l'insecte et sur la plante. Remarquons, cependant, que relativement

à la floraison de la plante, la ponte est précoce : les capitules infestés sont les plus anciens d'une touffe ; les capitules jeunes des pieds exposés au sud, de même âge que les premiers capitules des pieds exposés au nord, sont généralement indemnes. La coïncidence mérite attention ; elle justifie complètement et impose l'explication que je viens de donner. Grâce à l'influence retardatrice des conditions locales, la victime échappe à l'agresseur dans une zone déterminée, ce qui assure la persistance de l'espèce.

Des faits comparables sont, à coup sûr, très fréquents. Les différences portent aussi bien sur des zones étendues que sur des zones extrêmement limitées. Picard note le cas d'un figuier soumis à une double exposition : un mur arrête les vents froids, plaçant la moitié de l'arbre dans une atmosphère plus chaude que l'autre moitié. En conséquence, le développement des bourgeons s'effectuait avec une avance de 10 jours du côté abrité. L'attaque des agresseurs se trouve ainsi nettement limitée du côté non abrité.

Un cas non moins expressif vient d'être mis en évidence par Cl. Dupuis (1946). Étudiant les insectes parasites d'un hémiptère (*palomena prasina*), Dupuis constate que parmi les représentants de cette espèce, les uns vivent en plein air, les autres dans le bois voisin. Or, les premiers ne sont infestés ni par une mouche tachinaire, ni par un hyménoptère qui attaque plus spécialement les larves de *P. prasina.* Sur 16 punaises adultes récoltées hors bois, 3 renferment un parasite ; tandis que, des 39 recueillies sous bois, aucune n'en renferme. De même, sur 12 larves recueillies hors bois, 8 renferment un parasite ; aucune des 96 recueillies sous bois n'en renferme. Le fait n'en est pas moins très significatif : qu'intervienne une circonstance favorisante, la proportion des parasites augmentera ; quel que soit l'obstacle qui les arrête, les individus qui stationnent dans les bois seront constamment à l'abri ; ils représentent le « reste » capable de multiplier l'espèce, quelle que soit, d'ailleurs, la valeur propre des individus.

Des différences d'altitude conduisent au même résultat. Elles mettent en jeu des conditions très voisines. Un exemple remarquable m'en a été fourni par la chenille de

zygène qui vit sur *dorycnium suffruticosum*. Tandis que la plante pousse abondamment du bas en haut des pentes dont le sommet atteint 800 m en moyenne, le lépidoptère ne vit guère qu'à partir de 450 m environ. On ne le rencontre pas dans la partie basse des pentes. La localisation est donc très précise. D'évidence, la plante ne constitue que l'une des conditions de vie de la zygène ; celle-ci, même adulte et se déplaçant au vol, demeure et pond exclusivement dans la zone supérieure. Or, aucune barrière matérielle ne s'oppose à la descente. S'agit-il d'un état hygrométrique différent ? d'un courant d'air plus marqué ici que là ? Je n'ai recueilli aucune donnée qui permette de formuler une hypothèse valable. Tout, cependant, conduit à penser qu'il s'agit d'un obstacle climatique. Quel qu'il soit, cet obstacle n'arrête pas le *dorycnium*, qui croît et se développe à l'abri de l'un de ses agresseurs les plus importants.

Ce cas n'est pas unique. Nous avons vu celui de *parnassius apollo*, ce beau papillon si commun dans les montagnes : il est tout aussi remarquable. La chenille se nourrit de *sedum* et de saxifrage, plantes qui poussent un peu partout ; or les chenilles de l'apollo ne vivent qu'à partir d'une certaine altitude. Dans les Pyrénées centrales, on ne les trouve guère qu'à partir de 1 000 ou 1 200 m. Quelle que soit donc l'importance numérique des chenilles, les espèces de *sedum* ou de saxifrage ne courent, de leur part, aucun risque de destruction. D'évidence, l'altitude intervient de la façon la plus directe.

On constate aisément ce rôle de l'altitude en comparant, comme l'a fait M.-L. Verrier, la répartition des galles provoquées par des insectes sur des plantes de même espèce, les unes vivant à Besse-en-Chandesse, plateau du Massif Central, à 990 m d'altitude, les autres dans le cirque du lac Orédon, dans les Pyrénées centrales à 1 850 m d'altitude. D'une station à l'autre, la flore est comparable. Diverses conditions atténuent les différences dues à l'altitude : tandis que le plateau de Besse est battu par les vents, le cirque d'Orédon est protégé contre eux. De plus, la situation méridionale d'Orédon atténue dans une certaine mesure la rigueur du climat. Toutefois, l'écart entre la température diurne et nocturne est plus grand, l'intensité lumineuse plus forte, l'été plus court à Orédon qu'à Besse.

Dans les deux stations, les observations ont été faites dans le même laps de temps et à la même époque de l'année. Elles donnent, pour Besse, 69 espèces de cécidies, et 10 seulement pour Orédon : nombre de plantes échappent donc à l'agresseur habituel. De plus, parmi les plantes atteintes, un certain nombre le sont relativement peu. Sans doute, l'inventaire n'est-il pas complet ; mais la même réserve s'impose pour les deux régions. Ces résultats d'ailleurs ont reçu confirmation par les recherches récentes de G. Lemée. Lui aussi constate la disjonction des plantes et des gallicoles en fonction de l'altitude. Des environs de Besse-en-Chandesse jusqu'au Sancy, entre 900 et 1 886 m, il recueille 119 galles entre 900 et 1 300 m, et 16 seulement au-dessus de 1 500. De son côté, Gadeau de Kerville, dans les Pyrénées centrales, avait dénombré 80 cécidies entre 500 et 1 300 m, 53 de 1 300 à 1 700 et 24 de 17 à 2 000 m.

Le nombre des espèces végétales qui échappent ainsi à l'atteinte des gallicoles est, on le voit, considérable.

Au surplus, les influences que met en jeu l'exposition ou l'altitude ne sont pas seules à déterminer une dispersion différentielle locale. Ainsi, *cacaecia costana*, microlépidoptère très nuisible aux vignobles, ne vit et ne se développe que sur les plantes croissant à proximité de l'eau. Dès lors, la femelle ne pondra que sur les vignes inondées : l'humidité étant donnée, toutes choses égales, l'insecte hygrophile subit l'attraction qu'exerce la masse d'eau d'une plantation, alors que, à masses comparables, d'autres plantes l'attireraient plus fortement ; partout où ces conditions feront défaut, *C. costana* n'attaquera pas la vigne, bien que vivant à sa proximité.

Les relations des parasites végétaux et de leurs victimes donnent lieu à des observations comparables et fort instructives. Ainsi, l'*orobanche minor* se développe mal en milieu humide. Dans une parcelle de terrain plantée de trèfle sur une longueur de 100 m et s'élevant en pente douce à partir d'un gué humide, F. Gueguen constate que l'abondance de la plante parasite croît à mesure que l'humidité diminue. Cinq segments consécutifs, de la base au sommet, donnent, par mètre carré, un nombre d'orobanches constamment progressifs : 4, 12, 15, 50, 60.

Gueguen observe, en outre, que pour des conditions édaphiques sensiblement égales, l'orientation influe sur la répartition des parasites : les parties du champ de trèfle les plus constamment soumises à la pluie, en raison des vents dominants, sont les moins atteintes.

Une rafflésiacée, *cytinus hypocistis*, subit une influence exactement contraire, mais qui n'en limite pas moins la destruction des cistes. Fraysse remarque, en effet, que le parasite se rencontre, de préférence, sur les terrains humides, surtout dans les sols riches en humus. Par suite, les cistes restent indemnes dans une partie du bois relativement sèche et plantée de pins, tandis qu'ils sont infestés dans l'autre partie, relativement fraîche, où poussent chênes, bruyères et lavande.

Ici, à vrai dire, la question se modifie sensiblement, bien que le phénomène conserve son entière signification au point de vue de la vie et de la mort des espèces. La dispersion du végétal parasite dépend-elle des influences extérieures agissant sur lui, ou des modifications que ces influences impriment au végétal infesté? L'état hygrométrique du sol fait-il obstacle à la vie de *cytinus* et d'*orobanche* indépendamment du ciste et du trèfle, ou bien ciste et trèfle qui croissent en terrain sec subissent-ils une modification capable de changer les possibilités de vie des parasites ?

La première éventualité répond au cas des parasites qui ont une période initiale de vie libre. Mirande le met clairement en évidence pour la cuscute ; et nul doute que ces résultats ne vaillent aussi pour le cytinus et l'orobanche. Le développement de l'orobanche exige une chaleur humide de 10 à 12°, au moins ; l'absence ou l'insuffisance d'humidité supprime toute germination. Et Mirande conclut que « la répartition géographique de ces plantes parasites est indépendante de celle de leurs plantes nourricières et réglée surtout par les conditions climatériques propres à chaque espèce ou à chaque groupe d'espèces ». L'action des conditions externes suffit donc, lorsque les parasites germent en dehors de leur hôte, pour empêcher la mise en jeu des affinités ; l'espèce victime se développe alors librement.

Mais, une fois le parasite fixé sur son hôte, l'influence directe du milieu ne saurait produire le même effet. A ce cas répond la seconde éventualité. Les recherches d'Émile

Laurent, montrent précisément que la dispersion de tels parasites ne suit pas forcément celle des hôtes. Ainsi, la cuscute croît avec le plus de vigueur sur les végétaux semés dans les terrains mélangés de chaux, et surtout de potasse. De même, le gui subit l'influence du sol : Laurent constate qu'il se développe de préférence sur les arbres plantés en terrain calcaire.

Les variations du métabolisme de l'hôte en fonction des conditions de vie ne laissent donc place à aucune discussion : pour une plante qui végète aussi bien dans des terrains calcaires que dans les autres, la constitution des sucs varie nécessairement suivant la nature du sol. L'expérience et l'observation prouvent que les différences ainsi acquises transforment les plantes d'une façon assez marquée pour modifier l'effet de l'attaque par les parasites.

De ces constatations, il convient de rapprocher l'observation des forestiers relative à la répartition des essences d'arbres dans une forêt et sa répercussion sur le développement des insectes xylophages. Une forêt formée d'arbres « d'âges gradués, composés de plusieurs espèces d'essences de conifères ou mélangée de feuillus, poussant sur un sol fertile, dans des conditions d'humidité atmosphérique suffisante, résiste mieux aux déprédations des insectes que le massif équien végétant sur un sol maigre et peu ensoleillé..., les forêts résineuses pures et régulières offrent le meilleur champ d'activité aux bostryches [1] ». Certains mélanges, néanmoins, favorisent le développement des phytophages. Ainsi *lymantria dispar*, aux États-Unis, n'envahit que les conifères qui poussent dans le voisinage du chêne. La chenille de ce lépidoptère, en effet, au moment où elle vient d'éclore, ne peut manger les aiguilles des conifères, trop épaisses pour le degré d'écartement de ses mandibules ; elle dévaste alors le chêne. Mais parvenue à un certain développement, elle devient capable d'attaquer les aiguilles des conifères. Dès lors, là où les résineux existent seuls, les chenilles meurent de faim [2].

L'influence des conditions du milieu de l'hôte sur ses agresseurs se retrouve dans les relations des animaux et

(1) A. Barbey, *Traité d'entomologie forestière.*
(2) P. Marchal, *La Science biologique appliquée à l'agriculture*, 1916.

de leurs parasites. Ém. Roubaud constate, par exemple, que la virulence des trypanosomes augmente ou diminue, disparaît même, suivant le mode de vie de la glossine : la captivité fait de la mouche un milieu très défavorable au sporozoaire qu'elle héberge et répand : tout se passe comme s'il s'agissait d'une dispersion différentielle vraie.

De cet ensemble de données se dégage une importante conclusion. Les différences locales de dispersion, des causes variées, montrent qu'à de courtes distances existent des conditions extérieures différentes, qui suffisent pour influencer la répartition des organismes. A quelques dizaines de mètres d'intervalle, et moins encore, les conditions de vie favorables, d'un côté, à l'agresseur et de l'autre, à la victime, ne satisfont plus qu'au premier ou à la seconde. Et tandis que celle-ci bénéficie de la disjonction, celui-là risque d'en subir de graves effets. Par suite, ces différences entre deux zones contiguës, si négligeables en apparence, jouent un rôle aussi considérable que les différences qui existent entre régions éloignées. Séparant agresseurs et victimes, elles influent directement sur la constitution des faunes et des flores. Mais les différences locales, en raison même de leur localisation étroite, concourent efficacement au maintien d'une espèce dans les diverses parties de son habitat. Son aire générale de dispersion reste la même ; elle ne disparaît, sur une surface de faible étendue, que pour y revenir aussitôt, grâce au repeuplement par les individus venus des zones contiguës. L'espèce persiste ainsi intégralement, sans qu'intervienne la qualité même des individus.

### 2. — Différences entre les aires générales de dispersion.

Les différences portant sur de vastes étendues doivent, à leur tour, retenir notre attention. Si elles n'ont pas pour effet de maintenir la dispersion d'une espèce en toutes régions, elles la maintiennent, du moins, dans la zone où son aire générale déborde celle de son agresseur. A coup sûr, ce débordement d'une aire sur une autre se produit

fort souvent. Mais les recherches de géographie biologique envisagent rarement la question de ce biais, de sorte que les exemples précis sont peu nombreux. Le travail de Marchoux sur la fièvre jaune ; celui de Conte et Vaney sur le moustique du paludisme constituent, à cet égard, deux documents importants. Quelques observations isolées fournissent aussi d'utiles renseignements.

Comparant la répartition de *stegomyia fasciata* et du microbe de la fièvre jaune, Marchoux constate que celle du premier s'étend sensiblement plus que celle du second. Le moustique vit et évolue à une température de 20°, tandis que le microbe perd toute virulence, et disparaît peut-être, dans ces mêmes conditions de température. D'autres conditions, encore mal précisées, entrent certainement en jeu. Pour ce qui nous retient ici, il suffit de savoir que les deux habitats ne se superposent pas exactement, qu'une zone existe où l'homme rencontre *S. fasciata* sans courir le risque de contracter la fièvre jaune.

Quoique portant sur une étendue plus restreinte, l'étude de Conte et Vaney, relative à *anopheles maculipennis* et au paludisme, donne une indication nette de même sens. Le moustique vit en abondance dans la région lyonnaise, tandis que le paludisme en est absent. Au surplus, la disjonction du moustique et de l'hématozoaire est un fait fort répandu. En France, notamment, les zones à paludisme sont loin de correspondre à toutes celles où vit le moustique.

En dehors de ces faits qui intéressent directement l'homme, la comparaison de l'aire de dispersion de divers insectes, de divers champignons et de leurs victimes habituelles fournit des données intéressantes.

Les circonstances m'ont fourni quelques indications relatives à deux charançons, *larinus maurus*, vivant aux dépens des fleurs d'une composée *(Asteriscus spinosus)*, l'autre *apion cyanescens*, vivant aux dépens des fleurs de ciste (*cistus salvaefolius*). Dans les deux cas, l'extension géographique des végétaux dépasse très sensiblement celle des insectes. Ceux-ci ne franchissent guère, en France, les confins de la région méditerranéenne, tandis que ceux-là s'étendent sensiblement au delà. Si l'on remarque que peu d'animaux se nourrissent aux dépens d'*A. spinosus*, l'existence d'une zone où il ne risque pas l'attaque de l'un de ses rares agresseurs acquiert tout son intérêt.

L'étude que L. Frédéricq consacre à un papillon, *colias palaeno*, fournit une indication superposable : à l'ouest et au sud de l'Europe, les isothermes d'hiver limitent la distribution de ce Lépidoptère. Or, ses plantes nourricières (*Vaccinium uliginosum* et *hydrocotyle vulgaris*) vivent au delà de ces limites. Pour elles, les terrains marécageux, les lieux humides constituent des conditions qui ne sont

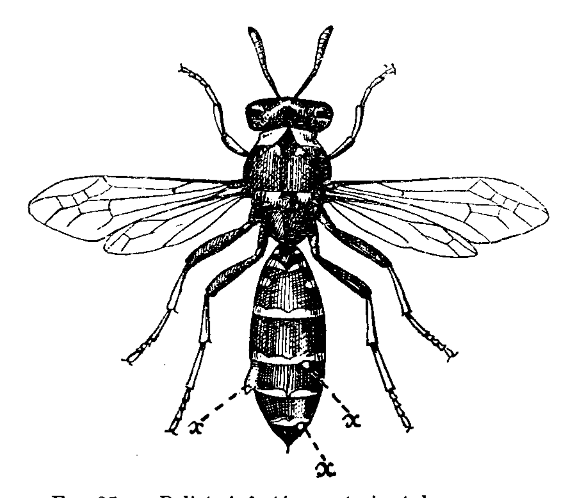



FIG. 27. — Poliste infestée par trois stylops en *x*.

pas étroitement liées aux conditions correspondant aux isothermes d'hiver.

L'aire de dispersion d'un autre lépidoptère (*gonepteryx cleopatra*) qui se nourrit de nerpruns est limitée, suivant G. de Rocquigny Adanson, par les isothermes d'hiver de 12°, tandis que les plantes remontent sensiblement plus haut. De même, la répartition du Grand paon de nuit (*saturnia pyri*) ne recouvre pas celle des plantes qu'il mange. Dans le sens horizontal, la limite passe entre le 48° et le 50° de latitude ; elle descend plus bas en Suisse ; puis, tirant vers l'Est, gagne les parties méridionales de la Russie et se termine au Caucase. Dans le sens vertical, le papillon vit jusqu'à 1 450 m : ses plantes nourricières — amandiers,

poiriers, pommiers, pruniers, débordent aussi bien les limites horizontales que les verticales.

Et si, avec Ch. Oberthür, nous considérons la faune lépidoptérologique de l'Angleterre, nous constatons l'absence de diverses espèces, alors que les végétaux dont elles vivent y croissent normalement : *lycaena argus*, *papilio podalirius*, *thecla ilicis*, *limemitis populi*, *L. camilla* n'appartiennent pas à la faune britannique. La non-coexistence de ces papillons et de leurs plantes nourricières relève, sans doute, de causes géologiques, car les mêmes espèces vivent, en France, dans des régions où règnent des conditions sensiblement analogues.

Un autre exemple de discordance nous est fourni par un insecte, le *stylops*, qui s'attaque à divers hyménoptères. Il se fixe sur l'abdomen de guêpes ou d'abeilles. Il est fréquent aux environs de Montauban où j'ai capturé, en quelques jours, un nombre appréciable de guêpes (*polistes gallicus*) portant un ou deux, voire quatre parasites (fig. 27). Dans le même temps, j'en ai difficilement trouvé aux environs de Saint-Affrique, où les polistes ne sont pas moins abondants. Peu importent les causes qui entrent ici en jeu; leur intérêt réside dans le fait qu'elles séparent, en certaines régions, la victime de l'agresseur, limitant tout au moins les dégâts de ce dernier. Sans doute, les polistes infestés sont des individus neutres, incapables de reproduction, et la présence d'un stylops dans leur économie ne supprime pas toute leur activité. Mais certains stylops s'attaquent, non plus aux guêpes sociales, mais à des abeilles solitaires, notamment aux andrènes, normalement sexuées et fécondes. Or, le parasite épuise les tissus de l'hôte ; la modification qui en résulte se traduit souvent dans l'aspect extérieur, mais surtout par l'arrêt du développement des glandes sexuelles. L'individu est ainsi perdu pour la reproduction et, par suite, pour la persistance de l'espèce. L'intérêt d'une dispersion différentielle ressort d'elle-même.

Les discordances des champignons parasites et de leurs hôtes sont fréquentes. Elles dépendent, dans le plus grand nombre de cas, ce semble, d'influences climatiques qui limitent l'aire du champignon. Le travail récent de G. Dupias relève 19 urédinées cantonnées dans la région

méditerranéenne, alors que leurs hôtes habituels s'étendent bien au delà. De son côté, R. Heim, étudiant la dispersion des champignons dans les Alpes, note que la répartition des ustilaginées n'est, en aucune façon, liée à celle de leur hôte. Souvent l'aire de ce dernier déborde largement celle du parasite. C'est ainsi que *tilletia tritici* est très répandu en Suisse sur le blé, le *tilletia faetum* étant, au contraire, plutôt rare ; en revanche, l'inverse a lieu dans les Balkans et aux États-Unis où *T. tritici* est plus rare que *T. faetum*. Dans l'un et l'autre cas, l'action destructrice de l'agresseur est limitée.

Ces multiples exemples mettent en évidence une notion importante, car la croyance est assez répandue que l'agresseur suit exactement la dispersion de ses victimes. Sans doute, l'agresseur ne vit, évidemment, que là où il trouve aliment ; mais d'autres conditions interviennent qui l'empêchent de se répandre partout où il trouverait cet aliment.

## 3. — Variations des aires générales de dispersion.

De ces exemples, il ne faut pas conclure que la répartition géographique d'une espèce soit invariable. En réalité, parmi les facteurs de cette répartition, plusieurs sont essentiellement changeants. Sans doute, l'importance des changements est souvent négligeable ; parfois, cependant, elle devient considérable, sinon pour les dimensions de la surface sur laquelle porte la variation, du moins pour la disjonction ou la conjonction qui en peut résulter entre agresseurs et victimes. Les conséquences qu'entraîne un changement de cet ordre méritent de nous arrêter.

L'extension des aires de dispersion se produit plus souvent, semble-t-il, que leur réduction. Cela tient au fait que la répartition actuelle des êtres ne correspond pas strictement aux seules régions où règnent, pour eux, ces conditions favorables. Par suite, quelquefois il suffira de peu pour élargir l'habitat d'une espèce. Bien au contraire, la réduction d'une aire exige des changements importants et durables, qui se produisent rarement.

A la suite de quelles circonstances une espèce élargit-elle les limites de son habitat ? Cette extension se produit sous des influences extrêmement diverses. Les courants marins, les bois flottés, les inondations, le vent, les oiseaux, l'homme surtout transportent des plantes, des animaux, des germes divers, et les transportent souvent à de grandes distances. Les déplacements verticaux dépendent également de courants, marins ou aériens. Verticaux ou horizontaux, d'ailleurs, les courants marins sont particulièrement importants pour les organismes sédentaires, au point de vue de la répartition de leurs matériaux nutritifs ou de leurs agresseurs.

Du reste, qu'il s'agisse d'organismes terrestres ou aquatiques, sédentaires ou errants, tout déplacement les place, évidemment, dans des conditions nouvelles. Parfois, la nouveauté réside surtout dans le climat ; mais souvent elle réside dans la disjonction qui s'opère entre victimes et agresseurs. Certes, la disjonction ne s'opère pas forcément, car le transport simultané de l'agresseur et de la victime est toujours possible. L'étude du repeuplement des îles Krakatoa en donne un exemple. Dans ces îles, en effet, on signale un chryside, hyménoptère parasite ; il ne peut avoir été transporté que dans le nid de sa victime, car transporté seul dans une île peu habitée, ses possibilités de rencontrer un hôte favorable étaient sûrement faibles. De même en est-il pour un *toxophora*, diptère parasite d'eumènes, dont la présence à Krakatoa et celle d'*eumenes circinctor* coïncident précisément. Ces faits font entrevoir d'autres possibilités : des chrysalides, des sacs ovigères transportés par les bois flottés ; et des végétaux chargés de larves mineuses et, avec eux, leurs parasites.

Il ne s'ensuit pas, toutefois, que la coexistence d'une espèce et de ses agresseurs dans une contrée éloignée de leur habitat normal résulte nécessairement d'un transport. Surtout s'il s'agit d'une répartition géographique très ancienne, les plus grandes probabilités sont pour que la présence de ces organismes dans des régions très éloignées les unes des autres tienne à une dispersion continue, jadis très étendue, ultérieurement fragmentée sous l'action de phénomènes géologiques. Les conditions de vie diffèrent alors assez peu et, en raison même de la continuité antécédente, agresseurs et victimes continuent de cohabiter, aussi bien dans une région que dans une autre.

Cette circonstance mise à part, le transport simultané d'un agresseur et de sa victime n'est pas un fait constant. Assez souvent, au contraire, le déplacement porte sur la victime seule, qui se multiplie intensément, dans la mesure où les conditions nouvelles ne lui font pas obstacle. L'histoire type de ce transport est certainement celle de la cochenille dont nous avons déjà parlé (1), *icerya purchasi*. Originaire d'Australie, où sa présence passe inaperçue, elle est transportée en Californie (1868), en Italie (1900) et en France (1910) en même temps que les oranges et les citrons. Dans chacun de ces nouveaux habitats, elle se multiplie et devient, en deux ou trois ans, un véritable fléau, envahissant, outre les orangers et les citronniers, les végétaux les plus variés. Cette multiplication intense tient, soit aux conditions climatiques ou nutritives particulièrement favorables dans le nouvel habitat, soit à l'absence des agresseurs habituels.

Les recherches orientées dans ce sens conduisirent à transporter la coccinelle, agresseur principal en Californie : le résultat ne se fit guère attendre ; un an après son introduction, la cochenille devenait quantité négligeable. Depuis, le même résultat, nous l'avons vu, a été obtenu partout où l'*icerya* prenait une extension insolite.

Pareille expérience, pratiquée sur une si vaste échelle, met en relief cette évidence qu'il suffit de modifier les conditions de la rencontre des agresseurs et des victimes pour modifier en même temps les possibilités de vie ou de mort de l'une ou de l'autre. Nous avons précédemment indiqué que la destruction des victimes n'est jamais totale ; constamment, un certain nombre d'individus échappe à l'agresseur.

L'exemple d'*icerya purchasi* n'est pas le seul. Le procédé qui consiste à introduire l'agresseur d'une espèce nuisible à l'agriculture, ou à favoriser sa multiplication est devenu courant. Sans doute ne donne-t-il pas toujours des résultats aussi satisfaisants : l'interaction des organismes est un phénomène extrêmement complexe. Tout ce qui précède démontre que si l'agresseur et la victime ont en commun certaines conditions de vie, ils n'ont pas exactement les

(1) Voir p. 165.

mêmes. Les faits relatifs à la zygène et au dorycnium, à l'apollo et au sedum, à l'orobanche et au trèfle, etc., montrent que la dispersion différentielle des organismes est, sûrement, un phénomène général. S'il arrive que victime et agresseur s'accommodent également bien des influences nouvelles, l'éventualité contraire se produit également. La lutte contre *lymantria dispar* aux États-Unis, par exemple, n'a eu qu'un succès relatif. Importé accidentellement d'Europe, il y a 80 ans environ, ce papillon a pris une extension considérable, tandis que l'introduction de ses agresseurs européens rencontre divers obstacles. En particulier, l'infestation par un champignon (*empusa aulicae*) en raison de la chaleur des nuits et de l'humidité de l'atmosphère ne réussit que très irrégulièrement. De son côté, l'action des animaux parasites se heurte à des conditions défavorables diverses : les uns deviennent hyperparasites, les autres ne trouvent pas l'hôte intermédiaire utile à leur cycle évolutif ; d'autres encore succombent à l'attaque d'agresseurs autochtones.

A. Giard, essayant de limiter l'envahissement du hanneton par *isaria densa* a reconnu, lui aussi, qu'il ne suffit pas de mettre les insectes en contact avec leur parasite. La nature du sol, entre autres conditions, joue un rôle important dans le succès de l'infestation par le champignon. L'isaria, notamment, se propage mal dans les terrains arénacés et, par suite, les larves de hanneton (ver blanc) s'y trouvent à l'abri du parasite : du moins, le nombre des individus atteints paraît infiniment restreint.

Du reste, on multiplierait aisément les exemples montrant que les variations de l'aire des agresseurs ne suivent pas forcément celles de l'aire de leurs victimes. Une fois de plus, constatons que les conditions éthologiques, infiniment complexes, qui conviennent aux organismes varient suivant les organismes, quelles que soient leurs relations les uns avec les autres. Le fait qu'un organisme vit aux dépens d'un autre n'implique nullement que l'éthologie des premiers se superpose exactement à l'éthologie des seconds. Il faut donc se garder de penser et de dire qu'un agresseur partage complètement l'aire de dispersion de ses victimes. Aux différences qui existent souvent entre les deux, correspondent des zones où ils ne se rencontrent pas,

constituant ainsi, pour la victime, la seule protection véritable.

Objectera-t-on, néanmoins, que, dans la zone où elle vit isolée de ses agresseurs habituels, la victime rencontrera des agresseurs nouveaux dont l'activité annihilera l'effet favorable d'une dispersion différentielle ? Ni *icerya purchasi* ni *lymantria dispar*, ni *euproctis chrysorrhea*, ni bien d'autres ne rencontrent, dans les régions qu'ils envahissent, d'agresseurs très actifs : la « place vide » qu'ils représentent n'est donc pas occupée. Même, l'inverse a parfois lieu : l'agresseur déplacé avec sa victime devient, à son tour, victime d'agresseurs indigènes.

Cependant, l'attaque par un agresseur nouveau se produit parfois. Mais il ne s'ensuit pas que cet agresseur trouve, dans sa nouvelle victime, des conditions favorables de multiplication. *Lymantria dispar*, par exemple, attire quelques diptères et hyménoptères américains, une douzaine environ, suivant le relevé de Howard et Fiske. Mais leur action combinée ne donne qu'un résultat insignifiant : la plupart d'entre eux n'effectuent pas tout leur cycle évolutif dans cet hôte nouveau.

Toutefois, il faut envisager le cas des espèces ubiquistes, qui vivent dans les régions les plus diverses et dans des conditions assez variées. Ces espèces, le chêne rouvre entre autres, ont un nombre prodigieux de parasites ou de prédateurs. Si tous existaient partout où croît le chêne, celui-ci disparaîtrait rapidement. Mais les conditions qui suffisent à l'arbre dans les différentes contrées ne suffisent pas à tous ses agresseurs. Dès lors les aires de dispersion de chacun d'eux s'étendent sensiblement moins que celles de leurs victimes. Tout se passe comme si, dans la zone nouvellement envahie par elle, l'espèce ubiquiste attirait des agresseurs qui, dans cette zone, vivent aux dépens d'autres victimes : l'ubiquiste en souffre peu, tandis que l'attraction qu'il exerce devient une sauvegarde pour les victimes autochtones des agresseurs locaux.

Inversement, nous devons admettre que l'influence de conditions nouvelles, telles que celles qui résultent d'une extension d'habitat, transforme une espèce au point d'en faire, pour d'autres espèces, un facteur de destruction. Nous ne connaissons aucun fait précis de cet ordre ; mais

il faut le considérer comme réalisable. C'est, sans doute, ce que pensait Cope quand il émettait l'hypothèse, rapportée par Osborn (1), que certains mammifères jurassiques détruisaient les œufs des dinosaures. La vie ou la mort d'une espèce dépend ainsi de circonstances en apparence insignifiantes. Toutefois, des conséquences aussi graves que celles qu'envisage Cope paraissent plutôt rares.

Quand il s'agit de parasites strictement internes, dont le cycle ne comporte aucune phase libre, la question de la variation des aires de dispersion ne se présente pas tout à fait de la même manière. Dans ce cas, en effet, l'hôte réunit en lui toutes les conditions d'existence du parasite. Cependant, si sous une influence quelconque — climatique, alimentaire ou autre — l'état constitutionnel de l'hôte subit une modification, les conditions d'existence du parasite changent ; et sa disparition peut s'ensuivre. Les « cures d'altitude », les « cures climatériques » fournissent, à cet égard, des indications précises. Elles s'accordent avec les observations relatives à la dispersion du gui, à la virulence du trypanosome, dont il était précédemment question. Du reste, pour certains parasites internes, dont le cycle évolutif comprend deux hôtes successifs, la dispersion différentielle porte sur ces deux hôtes, ce qui ramène au cas général. Que l'un de ces deux hôtes manque, en effet, et le parasite disparaît. Ainsi en est-il pour le paludisme, pour la fièvre jaune, la maladie du sommeil, dans les contrées où n'existent ni anophèles, ni stégomyies, ni glossines. En revanche, la coexistence des deux hôtes défie tout système de « protection », morphologique ou fonctionnel.

Les deux éventualités se réalisent. On ne saurait dire laquelle est la plus fréquente. On peut simplement affirmer que la seconde se réalise souvent, et d'une façon marquée, pour certains végétaux. Nous avons vu, précédemment, combien de parasites variés s'attaquent au cirse lancéolé. La quantité en est telle que la disparition du chardon, du moins sa très forte diminution, pourrait en résulter. La même crainte serait justifiée pour d'autres plantes. De fait, la très grande majorité des capitules de ces plantes, qui s'épanouissent au printemps et au début de l'été, ne four-

(1) Osborn, *Century magazine*, 1904, vol. 58.

nissent qu'un nombre insignifiant de graines. Mais la végétation et la floraison de ces cirses se prolongent presque jusqu'au début de l'automne : de nouveaux capitules se forment et mûrissent, alors que plusieurs des parasites, importants par leur quantité, ont déposé leur dernier œuf. A partir de ce moment, les derniers capitules restent indemnes ; et leurs graines s'ajoutent à celles des capitules que leur situation topographique met à l'abri de la destruction. De même en est-il pour la stéhéline et son charançon parasite : des bourgeons floraux se développant, une fois la ponte de l'insecte terminée, la stéhéline se maintient sur place sans le secours des pieds qui poussent à l'abri de l'agresseur. Ainsi en est-il encore pour les plantes nourricières de *colias palaeno*, qui fleurissent et fructifient entre mai et octobre, tandis que la chenille se nourrit d'octobre à mai. Pour toutes ces plantes, le changement de saison n'apporte aucune modification sensible dans le métabolisme, tandis qu'il entraîne, pour leurs agresseurs, soit la mort, soit un changement d'état qui limite leur activité.

Le même phénomène se produit lorsque victimes et agresseurs sont, les uns et les autres, des animaux. P. Marchal a précisément observé que la multiplication des parasites de *cecidomyia destructor* aboutirait presque nécessairement à la destruction de cette espèce si quelques larves ou quelques pupes retardataires n'éclosaient à une époque où les parasites ont disparu.

## CHAPITRE VI

# VARIATIONS MÉTÉOROLOGIQUES, ÉDAPHIQUES ET AUTRES

Ayant examiné les différences nées de la diversité des conditions suivant les régions, examinons celles qui se produisent sur place. Durables ou passagères, périodiques ou accidentelles, ces différences entraînent, dans des limites variables, la séparation des agresseurs et des victimes, ou des changements dans leurs proportions relatives. Modifiant, en effet, les conditions locales, les différences de cet ordre rendent la vie difficile, voire impossible, à divers organismes, plus facile à certains autres. L'action favorable ou défavorable s'exerce de façon directe ou indirecte : la suppression, la raréfaction d'une espèce ou sa multiplication se répercute sur une ou plusieurs autres.

## 1. — Discordances et coïncidences saisonnières.

Lorsque deux espèces, dont l'une se nourrit aux dépens de l'autre, vivent d'une manière exactement comparable, la première détruit constamment la seconde ; les risques de disparition totale de celle-ci deviennent très grands. En revanche, quand la vie de l'agresseur est relativement courte par rapport à celle de la victime, les chances de persistance augmentent, évidemment, pour celle-ci.

Mais il n'en va pas ainsi pour tous les organismes. Au moment où le ver des noisettes commence à pondre, l'en-

semble des noisettes est constitué ; de même, la floraison de beaucoup de plantes s'effectue entièrement en un court espace de temps : dès lors, tout accident qui surviendrait à ce moment pourrait compromettre la reproduction de l'espèce envisagée ; une quantité suffisante de parasites provoque parfois cet accident. En définitive, les organismes dont la période de reproduction se prolonge en dépit des changements saisonniers possèdent un incontestable avantage, au point de vue de leur persistance, surtout quand leurs agresseurs ont une vie limitée. Mais, notons-le, il ne s'agit ni de compétition ni de lutte, sous une forme quelconque.

## 2. — **Variations hygrométriques.**

Outre ces discordances et coïncidences saisonnières, des variations accidentelles se produisent fréquemment. Quand elles sont passagères, elles n'ont, parfois, aucune répercussion appréciable sur la vie des espèces ; mais, parfois aussi, elles favorisent le développement des unes et nuisent, par contre-coup, à l'existence des autres. Depuis longtemps, les agronomes signalent des faits de cet ordre. L'état hygrométrique change constamment, sans périodicité reconnue ; et ces changements, de durée variable, intéressent souvent des territoires étendus : on parle couramment d'« années humides ». Or, humidité et température douce coïncident fréquemment ; elles affectent alors les organismes, directement ou indirectement, activent le développement des uns ou retardent celui des autres ; elles modifient la proportion relative des espèces et, par suite, leur interaction. Les cryptogames, par exemple, parasites ou saprophytes, se multiplient durant les périodes humides ; inversement la sécheresse, ou une température basse, nuit à leur développement.

Quand il s'agit de saprophytes, leur abondance ou leur rareté se répercute sur les autres organismes ; elle favorise, toutefois, les mycophages et surtout les mycophages stricts. Quand il s'agit de parasites, l'effet de l'état hygrométrique est, évidemment, plus important. Favorisant la multiplication de ces parasites, la mort d'un grand nombre des individus des espèces victimes s'ensuit. Les ravages du

mildiou de la vigne, par exemple, dépendent assez étroitement des variations hygrométriques. L'extension de ce cryptogame correspond constamment aux périodes pluvieuses du printemps et de l'été, tandis que la sécheresse met constamment un terme à l'invasion. Les maladies cryptogamiques des animaux subissent des influences analogues, puisque le nombre des individus atteints croît en relation avec le nombre des parasites.

Les animaux, prédateurs ou parasites, éprouvent eux aussi l'action directe de l'état hygrométrique. Les hygrophiles ne supportent guère la sécheresse, tandis qu'ils se multiplient avec l'humidité. L'histoire de la cochylis en fournit un frappant exemple. F. Picard constate que ce microlépidoptère vole activement par temps humide et se montre peu par temps sec. Dès lors, la prolongation de la sécheresse arrête ou diminue la ponte. En fait, après une invasion grave, qui a duré plusieurs années, l'été sec et chaud de 1911 a suffisamment réduit le nombre des individus de cette espèce pour rendre ses dégâts insignifiants. Les constatations faites dans les divers vignobles français concordent toutes sur ce point.

La même influence affecte d'autres animaux : l'eudemis, également parasite de la vigne, supporte mieux la sécheresse, sans y être insensible, tandis que *cacaecia costana* ne se répand, nous l'avons vu, que dans les vignobles inondés ou, du moins, très humides. En outre, un grand nombre d'animaux hygrophiles meurent ou émigrent en l'absence de l'humidité. L'émigration, d'où résulte la persistance, ne se produit d'ailleurs que si une zone humide suffisamment proche exerce son attraction.

### 3. — Variations thermiques.

L'influence de la température, liée ou non à l'état hygrométrique, aboutit à des résultats de même ordre sur divers organismes. Cette influence, dans ce qu'elle a de constant, agit de manière évidente sur la distribution géographique de certains êtres vivants dont l'aire de dispersion correspond à des isothermes déterminés. Bien que, pour eux, la température n'entre pas seule en ligne de compte, son élévation réduit leur extension à leur existence même. Inver-

sement, une baisse thermique peut aider au développement et augmenter l'extension des espèces soumises à cette action.

C'est ainsi que, suivant les observations concordantes de W. Voigt et C. Bruyant, la température règle la répartition des planaires : *planaria alpina* vit dans les sources des régions élevées dont la température ne dépasse pas 4 à 6° ; *polycelis cornuta* commence à apparaître dans les eaux dont la température atteint 5 à 6° ; et *planaria gonocephala* ne vit que dans la partie inférieure, plus chaude, des cours d'eau. Steinmann, du reste, remarque que les écarts de température déterminent la multiplication par division et entraînent la mort. Par suite, *Pl. alpina* a progressivement reculé, à mesure que la température s'élevait dans son habitat, tandis que *polycelis cornuta* se substituait à elle.

Une surélévation de température, prolongée mais passagère, aboutit parfois, par un processus différent, à des conséquences non moins importantes. E. Moreau en fournit un exemple précis en analysant les causes qui ont provoqué la disparition presque complète du bombyx de l'ailante (*attacus cynthia*) dans la région parisienne. Ces causes sont multiples : un diptère parasite et un oiseau, la corneille entre autres, détruisent un certain nombre d'individus, sans compter l'échenillage administratif. Mais ces causes permanentes laissent subsister, chaque année, assez de chenilles pour que l'espèce se perpétue. En réalité, sa réduction à de très rares individus, constatée depuis une trentaine d'années, relève d'une cause occasionnelle qui a modifié le cycle évolutif du papillon. Dans les conditions habituelles les chenilles de ce bombyx évoluent en juillet et août, se chrysalident en septembre, passant l'hiver en cet état et donnent le papillon en juin de l'année suivante. Or, en 1911, sous l'action d'un été chaud et calme, les chenilles évoluent rapidement, le plus grand nombre des papillons éclôt en octobre. A peine nés, ces papillons s'accouplent, les femelles pondent et les œufs ne tardent pas à éclore. Aussitôt nées, les chenilles se mettent à manger : mais toute nourriture leur fait bientôt défaut, car l'élévation de température, qui active l'évolution de l'insecte, n'arrête pas la chute des feuilles de l'ailante. Dès lors, privées d'aliment à la fin d'octobre, les chenilles succombent. Seuls restent quelques cocons non éclos.

Ce fait indique toute l'importance d'une variation thermique intéressant une région étendue ; il met en pleine évidence le déterminisme de son action. Ce déterminisme suggère quelques réflexions touchant l'opposition apparente qui se manifeste dans les rapports respectifs du végétal et de l'animal — de la victime et de l'agresseur — avec l'influence incidente. Tandis que cette influence accélère le cycle évolutif de celui-ci, elle demeure sans effet appréciable sur celui-là. En serions-nous surpris ? L'action d'une température élevée sur la chute des feuilles ne se fait sentir qu'à la longue : Edm. Bordage a montré que le pêcher à feuilles caduques ne se transforme pas en pêcher à feuilles persistantes avant plusieurs années. L'ailante se comporte évidemment de la même façon, et sans doute aussi d'autres végétaux. En conséquence, tout phytophage à régime limité risque de disparaître à la suite d'une variation thermique qui modifie la durée de son cycle évolutif.

Des variations de cet ordre ne sont pas exceptionnelles. Et quoique se produisant dans des conditions différentes, leurs effets ne sont pas moins comparables. Une invasion d'*euproctis chrysorrhea*, en 1903, aux environs de Nîmes, gagnait les taillis de chêne, le sous-bois. Elle a brusquement pris fin en mai de l'année suivante, parce qu'un brouillard épais et froid a tué les chenilles, en période d'activité nutritive.

Les invertébrés marins ne sont pas moins sensibles au froid. Tout hiver rigoureux entraîne, parmi eux, de véritables désastres. Fauvel rapporte que l'hiver 1894-1895 a éliminé de la région de Saint-Vaast une annélide, le chétoptère, et un crabe, l'étrille : à la suite de gelées exceptionnelles, une immense quantité de ces animaux fut rejetée à la côte. Suivant le même auteur, une élévation trop forte ou trop rapide de la température, moins désastreuse peut-être, produit cependant des effets très importants : les fortes chaleurs des étés de 1899 et 1900 ont vraisemblablement aidé à la multiplication des pieuvres ; et il s'en est suivi la destruction d'une quantité considérable de crustacés : la diminution du nombre de ces derniers a été constatée.

Parmi les vertébrés, enfin, il convient de signaler la raréfaction de la taupe commune, observée en France et en Allemagne au cours de l'été très chaud de 1911. La

température n'exerce d'influence sur la taupe que d'une manière indirecte. Le mammifère, en effet, a besoin d'une assez grande quantité d'eau ; quand il vit auprès d'un cours d'eau permanent, les conditions sont, pour lui, excellentes : en l'absence de cours d'eau, les pluies qui remplissent ses galeries suffisent normalement à sa consommation. Mais, durant la saison sèche, les collections souterraines disparaissent, et l'animal meurt de soif plutôt que de chaleur. Les influences thermiques ne se présentent pas toujours sous une apparence aussi simple.

Au lieu de porter directement sur un seul organisme — agresseur ou victime — ces influences exercent parfois leur action sur les deux, provoquant la multiplication de l'un et préparant la réceptivité de l'autre. Suivant les recherches de Ducomet, le développement de l'oïdium du chêne exige une sorte de préparation de l'arbre qui en fasse un milieu favorable. Cette préparation est acquise lorsque, à une période de végétation ralentie succède une période de forte poussée. La sécheresse ou le froid ralentissent la végétation ; une température douce, avec faible intensité lumineuse l'active, qu'il pleuve ou non. Des conditions accessoires interviennent, du reste : les taillis simples sont plus attaqués que les taillis sous futaie vivant en lumière diffuse. Par suite, dans une même région, quelques individus échappent à l'invasion cryptogamique.

D'une manière indirecte, encore, des chaleurs persistantes modifient la dispersion des organismes aquatiques. Les effets de l'été de 1904 sur la faune et la flore de l'Elbe, étudiés par R. Volk, sont, à cet égard, fort intéressants : la baisse des eaux augmente la salinité, en même temps qu'elle augmente la teneur en matières organiques, sans modifier sensiblement la teneur en oxygène : l'envahissement de divers infusoires et algues d'eau saumâtre s'ensuit.

## 4. — Variations édaphiques.

Aux variations thermiques se rattachent, dans une certaine mesure, les variations du régime des eaux et, de diverses conditions locales. A cet égard, Geo. B. Walsh insiste sur les causes de la persistance et de l'extension des insectes dans le district de Hull. Il s'agit surtout des causes

d'origine humaine. Sans doute, certaines d'entre elles, telles que les gaz délétères émis par les usines, ne paraissent avoir qu'une médiocre importance. D'autres, en revanche, méritent attention : tel le drainage qui, dans un pays marécageux, entraîne des modifications profondes. Walsh note la disparition de plusieurs insectes, en particulier *papilio machaon* et probablement l'hydrophile. Dans le même sens, il convient de signaler l'hypothèse de Voigt qui considère, comme cause adjuvante de la disparition de *planaria alpina* à Hunnsrück, la substitution du régime des marais et des landes au régime forestier.

Enfin, des modifications très locales jouent parfois un rôle important, quand elles portent sur des espèces à conditions de vie étroitement limitées. Tels sont, par exemple, les effets de la rupture d'un barrage retenant les eaux d'une rivière. Reprenant leur cours normal, les eaux laissent à sec une partie de l'ancien lit : la partie asséchée est alors jonchée d'*unios* qui vivaient, jusque-là, sur les bords d'une eau à très faible courant.

De même, à la suite d'une inondation, Falcoz constate la diminution du campagnol dans la région de Vienne (Isère) où ce rongeur était, jusque-là, très abondant : l'envahissement du terrain par l'eau, l'humidité persistante consécutive ont entraîné la mort d'un nombre considérable d'individus.

Sans doute, ces accidents locaux ne diminuent-ils pas de façon sensible l'espèce unio ou l'espèce campagnol : toutes deux comprennent un très grand nombre d'individus, répandus sur une étendue considérable ; mais qu'un accident analogue frappe une espèce telle que *dianoüs coerulescens*, à stations peu nombreuses, à surfaces restreintes, c'est l'existence même de l'espèce qui est en jeu. Ce staphylin, nous l'avons vu, vit dans les plantes basses exposées au soleil, maintenues constamment humides. Cette condition ne se trouve guère réalisée que sur les bords des ruisseaux tombant en cascade : l'eau rejaillissant en pluie fine maintient l'humidité en dépit de l'action solaire. Ce sont des conditions d'existence fort précaires.

# TROISIÈME PARTIE

## LA VIE DES ESPÈCES ET L'ÉVOLUTION

Nous possédons maintenant tous les éléments nécessaires pour examiner dans son ensemble le phénomène de la vie et de la mort des espèces. Nous pouvons tenter de le situer dans ses liaisons naturelles, et tout spécialement dans ses relations avec le problème général de l'évolution des êtres organisés.

L'explication darwinienne de la sélection naturelle envisage les rapports des organismes sous l'angle étroit de compétition, de conflits divers issus des nécessités de l'existence. Réduisant ainsi à cette vue anthropomorphique l'interaction des organismes, nous ne risquons guère de parvenir à la comprendre. Imaginer une lutte universelle et lui attribuer le rôle essentiel dans le processus de l'évolution, n'est-ce pas limiter celle-ci à la transformation des animaux et des plantes en arsenal ou forteresse ? De l'aveu même de Darwin, en effet, seules les acquisitions capables de donner l'avantage dans la lutte ne sont et ne peuvent être qu'un moyen de défense, de protection ou d'attaque. D'évidence, la conception manque de grandeur ; elle est, de surcroît, en tous points inexacts, même en l'envisageant du point de vue étroitement humain.

Sans doute, des conflits s'élèvent entre les organismes les plus divers ; mais ils s'élèvent dans des conditions très variées, et de telle sorte que le résultat dépend plus encore de ces conditions que de prétendus moyens d'attaque ou de défense, des qualités ou des défauts des antagonistes.

Tout ce qui précède montre surabondamment l'erreur complète de la thèse darwinienne. Certes, la force et la ruse interviennent ; elles sont l'un des éléments de l'interaction des organismes ; certes, des conflits s'élèvent entre compétiteurs visant la même proie. Peut-être même certaines apparences, de forme ou de coloration, trompent-elles un prédateur éventuel. Mais si la force joue dans divers cas particuliers, elle ne joue que là où existe une disproportion marquée entre l'agresseur et la victime : le chat qui capture une souris, le chien qui capture un rat, et les grands carnivores qui attaquent des proies incapables de résister sérieusement. Parmi les victimes, aucune ne possède de véritable moyen de défense; et si l'une d'elles échappe à son ennemi, nul ne peut dire si c'est la plus habile ou la mieux armée ; en aucune manière il ne s'agit de qualités spéciales susceptibles de donner prise à la sélection du plus apte.

Quant aux « défenses » de nature chimique ou équivalente, l'examen des faits démontre qu'elles ne protègent aucun organisme contre les agresseurs dont il constitue le régime alimentaire habituel. Peut-être ces « défenses », éloignent-elles un agresseur occasionnel. A cet égard, l'expérience que j'ai pu faire sur l'effet d'une sécrétion mal odorante fournit un exemple significatif : l'expérience, nous l'avons vu, consistait à jeter, sur la toile d'une araignée de forte taille, un hémiptère du groupe des pentatomes. On sait que ces insectes sécrètent un produit méphitique qu'ils projettent sous l'effet de pressions relativement peu accentuées : ce serait un « moyen de défense ». A peine l'insecte venait-il de tomber lourdement sur la toile que l'araignée se précipite sur lui et, le prenant avec ses pattes, le fait vivement tourner tout en l'enveloppant de fils de soie. Mais au cours de l'opération, la glande, sans doute excitée par la pression des pattes de l'araignée, émet sa sécrétion : l'araignée aussitôt lâche prise. La « défense », si défense il y a, aurait-elle donc joué ? En tout cas, elle a joué trop tard : empêtré dans la trame de la toile, retenu par quelques fils, l'insecte incapable de se dégager ne pouvait que mourir sur place. Il y a plus : pour l'argiope, le pentatome n'est pas une proie habituelle ; il vole peu et ses possibilités de rencontrer une toile d'araignée sont vraiment très faibles. Seraient-elles grandes que tout se passerait constamment de la même manière : la « défense » serait

sans effet. Le plus grave est que cette sécrétion méphitique n'intervient pas contre les agresseurs habituels, diptères et hyménoptères parasites qui pondent, les uns sur les adultes, les autres sur les larves : le dépôt de l'œuf ne provoque, de la part de l'hémiptère, aucune réaction. En réalité, la prétendue défense joue à contre-temps ; elle ne représente, pour l'insecte, aucun avantage spécial.

Au demeurant, que cette particularité fonctionnelle, ou toute autre équivalente, que certaines dispositions morphologiques écartent, incidemment, quelques agresseurs occasionnels, il faut l'admettre. Mais elles s'ajoutent simplement, et pour une faible part, à l'ensemble des conditions de persistance d'une espèce ; tout défend de soutenir qu'elles donnent prise à un travail de sélection. Les faits exposés dans la première partie le démontrent, ce semble, surabondamment ; ils font ressortir l'impossibilité constante où nous sommes de discerner si les survivants d'un conflit entre agresseur et victime, entre compétiteurs de même espèce, possèdent un avantage véritable, capable d'améliorer l'espèce.

En définitive, même prise dans un sens métaphorique, la conception darwinienne d'une lutte universelle faisant la loi du monde vivant ne résiste pas à l'analyse. Elle ne tient aucun compte des relations permanentes et obligatoires que tout être vivant entretient avec les composants du milieu. Et, par ce terme, il faut entendre, avant tout, les influences que chacun de nous perçoit ou soupçonne : influences thermiques et hygrométriques, radiations diverses, émanations d'origines multiples, mouvements de l'air, variations météorologiques, etc. Mais il faut aussi tenir le plus grand compte des objets inertes, volumineux ou non, capables, par leur seule présence, de modifier le jeu des influences actives, de leur faire obstacle ou de les favoriser. Il faut aussi, et surtout peut-être du point de vue qui nous occupe, envisager les incidences et les conjonctures diverses qui se présentent à un moment ou à un autre, s'installent pour un temps suffisant, si bref soit-il, pour modifier les conditions d'existence de l'organisme envisagé. N'oublions donc pas que la vie de cet organisme, quel qu'il soit, est rigoureusement subordonnée au jeu d'influences innombrables, sans cesse changeantes, issues de l'ensemble considérable des composants du milieu.

C'est ainsi que la conjonction des sexes, par exemple, rencontre souvent de vraies difficultés, dues aux influences extérieures. Le cas des éphémères, étudié par M.-L. Verrier, (1943) est, à cet égard, significatif : les mâles éclosent et s'envolent surtout par temps sec, les femelles surtout par temps humide ; la plupart des individus de même sexe nés à un moment donné se rassemblent en essaim, parfois très nombreux. Et comme ces insectes ne vivent qu'un temps très court, l'isolement des sexes entraîne une perte considérable d'individus, pour lesquels la question d'aptitude ne se pose pas. De même, les possibilités de fécondation des plantes dioïques évoquent toutes les contingences qui mènent les organismes et font obstacle à leur rencontre.

Retenons, en définitive, que tout être réagit vis-à-vis des autres en fonction de ses propriétés constitutionnelles. Et n'oublions pas que l'être envisagé fait partie de ce milieu, qu'il exerce son influence sur l'ensemble de tous les composants, les autres organismes y compris.

Au demeurant, l'ensemble forme un complexe, le *complexe organisme × milieu.* Dans cette formule [1], particulièrement expressive, « organisme » désigne, bien entendu, l'individu même, plante ou animal, que l'on considère, tandis que « milieu » désigne l'ensemble de tout ce qui l'entoure, y compris les autres organismes. Entre les éléments de ce complexe s'exerce une interaction permanente, si bien que, à tout instant, les conditions du milieu changent et, avec elles, les conditions même d'existence de l'organisme considéré. Ce dernier, en conséquence, rencontre les conjonctures les plus diverses ; pour lui, le moindre changement peut entraîner les répercussions les plus inattendues.

Sans doute, réagit-il ; mais réagir n'est pas lutter. Dès lors, comment envisager la lutte universelle et la sélection du plus apte ? Si les besoins de la vie quotidienne risquent de provoquer la bataille, les conditions d'agression subissent d'un moment à l'autre de tels changements que l'avantage dépend plus des circonstances du moment, que des qualités propres des antagonistes.

Au surplus, les besoins alimentaires provoquent-ils obligatoirement la bataille ? S'agit-il de conflits entre les

(1) Je l'ai donnée, pour la première fois, dans mon livre *Le Transformisme et l'expérience*, p. 10, Paris, Alcan, 1911.

plantes ? Les individus de même espèce se multiplient aisément, tant que le permet l'étendue du sol. Certes, les graines qui tombent sur un sol envahi ne germent pas, ou s'étiolent rapidement ; ce sont les dernières venues, les meilleures comme les pires, et il ne s'agit pas de conflit. Sans doute, aussi, il y a des plantes parasites : leurs victimes en subissent passivement l'action ; et ce sont, à l'ordinaire, les conditions extérieures qui favorisent l'agression ou lui font obstacle ; la question du plus apte ne se pose pas davantage : le monde végétal, dans son ensemble, échappe à la prétendue sélection naturelle.

Le monde animal y échappe tout aussi bien. Peut-être, si tous les animaux vivaient aux dépens les uns des autres, s'il n'y avait sur terre que des animaux ; s'il s'agissait toujours de lutte violente et de massacres, peut-être alors la raison du plus fort serait-elle la meilleure. Encore faudrait-il que la compétition s'exerçât le plus souvent dans des conditions telles que rien ne fît obstacle aux moyens du « plus apte ». Or, d'évidence, il n'en est pas ainsi. Nombre d'animaux sont herbivores et leur « agression » ne rencontre aucune résistance ; de plus, la compétition ne joue entre eux que de façon exceptionnelle ; quand elle joue, elle n'est pour le vaincu qu'un incident momentané, sans conséquences graves. Et, en dehors des herbivores, nombre d'animaux ne font sur leur victime que des prélèvements sans conséquences, n'impliquant ni grands efforts, ni combat. Au surplus, faut-il tenir pour négligeable l'ensemble des saprophytes, saprophages, coprophages et nécrophages, qui vivent exclusivement de déchets organiques ou de cadavres ? Faut-il négliger les parasites qui déposent leur ponte sur les téguments ou l'introduisent, sans conflit, dans le nid d'autrui ?, l'ensemble de ces organismes qui courent peu de risques est vraiment imposant.

Ne nous arrêtons donc plus à rechercher, directement et pour elle-même, la valeur défensive de telle ou telle disposition morphologique maintenue par l'action supposée de la sélection darwinienne. La recherche doit bien plutôt porter sur la genèse des affinités de tout autre nature qui rapprochent ou séparent les organismes. Les deux points de vue s'opposent irréductiblement. Quant à l'origine des particularités « avantageuses » qui donneraient prise à la sélection naturelle, Darwin et ses successeurs observent un

silence obstiné. Ils se bornent à répéter qu'une disposition morphologique, d'origine inconnue, irait se développant, dans la suite des générations, si elle présentait un « avantage ». Or, l'observation réfléchie des faits montre que rien de pareil ne se passe. Comment expliquer, par exemple, la progression de l'aspect « feuille morte » des *kallima* (fig. 19) par le jeu de la sélection naturelle ? Si la thèse est exacte, les *kallima* et les espèces mimétiques en général dérivent d'espèces dont les ailes n'avaient qu'une apparence « feuille » incomplète. Pourtant, ces espèces douées d'un mimétisme approximatif à des degrés divers n'ont pas disparu ; elles continuent de vivre dans les régions même où vivent les espèces dont elles dérivent. Cette coexistence n'indiquerait-elle pas que leurs conditions d'existence permettent à un certain nombre d'individus d'échapper à la destruction et de se reproduire ? En quoi, dès lors, l'apparition d'individus simulant une feuille de façon plus parfaite change-t-elle la situation ? Comment admettre que les individus incomplètement mimétiques deviennent aussitôt visibles, au point de ne plus tromper les agresseurs et de tomber sous leurs coups ? Puisqu'ils échappaient à ces agresseurs, comment n'y échappent-ils plus maintenant ? Pour eux, les conditions restent les mêmes, car l'apparition d'individus « invisibles » ne saurait rendre plus vulnérables les individus qui n'ont pas changé : en raison même de l'invisibilité des premiers, aucun effet de contraste ne se produit. En fait, d'ailleurs, puisque les espèces non mimétiques ou imparfaitement mimétiques n'ont pas disparu, ce ne peut être que pour une cause entièrement étrangère au système de coloration.

Au surplus, de nombreuses observations montrent que le jeu des conditions d'existence ne favorise pas forcément les plus aptes. Rien n'est plus expressif à cet égard que l'exemple des graines emportées par le vent ou disséminées par les oiseaux ; elles tombent sur des sols variés ; les mieux constituées tombent aussi bien sur des sols stériles que les chétives sur des sols fertiles : l'espèce ne gagne rien à la survivance de ces individus de constitution médiocre.

De même, les parasites s'abattent sur les victimes qui les attirent, sans établir le moindre choix. Certes, pour les parasites, tout individu ne constitue pas un bon « terrain » ;

mais il n'existe pas d'organisme qui défie tous les parasites : mauvais terrain pour l'un, bon terrain pour l'autre, chacun finalement succombe, la valeur du « terrain » n'est que relative. Bien plus, contre l'attaque d'agresseurs divers, les résistances individuelles ne jouent qu'un rôle très limité ; et l'immunité tient aux possibilités de rencontre autant qu'à l'état constitutionnel particulier. Surtout, sous l'action de contingences diverses, les résistances individuelles se modifient, soit que la victime s'affaiblisse, soit que le parasite s'exalte. Et, par suite, de quel droit qualifierons-nous les survivants de « plus aptes » et les estimerions-nous mieux défendus ? Nous savons, simplement, qu'ils existent, qu'ils sont des individus quelconques, parmi tous ceux qui auraient pu persister.

Notre information n'est pas plus précise quand il s'agit d'apprécier la valeur des organismes qui survivent, dans le cas de concurrence directe entre individus de même espèce. La force ou la faiblesse dépendent souvent, nous l'avons vu, d'une question d'âge : le plus jeune succombe sous l'action du plus âgé — ou inversement —, supériorité très relative, indépendante de toute particularité physique, liée aussi bien aux conditions de la rencontre qu'à un état constitutionnel meilleur. Mille circonstances procurent un avantage momentané dont tire bénéfice le premier venu, quelles que soient ses aptitudes réelles. Keilin n'a-t-il pas montré que, lorsque deux larves de *pollenia rudis* se rencontrent dans un ver de terre, l'issue tient à la position relative des antagonistes ; et n'ai-je point fait une constatation concordante pour les chenilles des capitules de Cardère ?

Du reste, une remarque générale s'impose : si les organismes ne persistaient qu'à la faveur de moyens de défense efficaces, les agresseurs n'auraient-ils pas dû, depuis longtemps, disparaître ou trouver leur nourriture dans les minéraux, ou dans les substances organiques en décomposition? A moins que ces substances, elles-mêmes, n'aient acquis un « moyen de défense » ? Sans doute, les disciples de Darwin tentent-ils d'éluder cette objection en émettant l'hypothèse d'une *contre-sélection* : à mesure, disent-ils, que la sélection sauve des victimes de mieux en mieux défen-

dues, par un travail inverse elle produit des agresseurs de mieux en mieux armés. L'acuité visuelle de l'oiseau s'améliorerait assez pour discerner une proie confondue avec l'environnement ; zoophages et phytophages s'habitueraient à l'ingestion de substances amères, urticantes ou toxiques ; tous, d'une manière ou d'une autre, parviendraient à surmonter les « défenses » qui leur sont opposées.

Que vaut cette hypothèse ? Outre qu'elle ne repose que sur des données imaginaires, elle revient à admettre un travail de perfectionnement sans fin, les moyens d'attaque s'améliorant à mesure que s'améliorent les moyens de défense. De tout cela, nous ne savons véritablement rien. En réalité, la sélection darwinienne se ramène à un simple truisme : tout organisme survit quand il en a les moyens. Ces moyens sont divers. Le plus souvent extérieurs à l'organisme, ils tiennent à l'ensemble des conditions et des incidences de sa vie quotidienne.

En définitive, la lutte véritable, impliquant attaque et défense, entraînant la disparition de l'un des antagonistes, n'est qu'un cas particulier de l'interaction générale. Pour parler de « lutte », dans la plupart des cas, il ne suffit même pas de se réfugier dans la métaphore, il faut simplement inventer un phénomène imaginaire.

Sans doute Malthus, envisageant exclusivement l'homme, a exprimé un fait incontestable et qui s'applique à toute espèce, animale ou végétale : si tous les germes émis se développaient et survivaient, la surface entière du globe terrestre envahie deviendrait rapidement impropre à toute manifestation vitale. De ce fait découle une conséquence, qu'il convient de mettre en pleine évidence : l'organisation du monde vivant, telle que nous la constatons, est une organisation mal établie, qui implique, à tout instant, une perte considérable d'énergie.

Pareille considération n'a point effleuré Darwin. Il a pris la remarque de Malthus dans son sens strict et en a tiré une généralisation absurde, attribuant à l'ensemble du monde vivant, ce qui touche spécialement et exclusivement l'homme. Darwin a imaginé des guerres — la guerre — là où il n'y a rien de pareil ; il a admis un conflit permanent entre les individus et les espèces ; il a vu dans la guerre le mécanisme de l'évolution. Le fait certain, le seul, est

que tous les êtres vivants dépendent étroitement les uns des autres, comme de tout le milieu. Mais cette interdépendance ne se traduit pas par la bataille avec ce qu'elle comporte de moyens d'attaque et de défense, de ruse sous ses diverses formes. Anthropomorphisme candide qui conduit à imaginer que la survivance d'une espèce dépend de la transformation des individus qui la composent en des êtres pourvus d'une solide armure et tenant en réserve d'abondantes munitions. Darwin n'a pas vu, et à aucun moment n'a soupçonné, que l'interdépendance des êtres vivants n'est qu'un cas particulier de l'ensemble des conditions qui les environnent, de l'infinie multiplicité des circonstances étrangères à toute compétition, à toute agression. Darwin n'a pas un instant soupçonné les occasions de destruction indépendantes d'une lutte, sous quelque forme que ce soit.

Au demeurant, Darwin n'a pas compris que la vie d'un organisme n'est pas limitée à ses relations avec les autres organismes. L'erreur de point de vue est complète. Cette erreur, Lamarck ne l'a pas commise. Lamarck avait certainement conçu, tout au moins soupçonné cette interaction générale, quand il attribuait la variabilité des organismes à leur mode d'existence. Cette interaction générale et permanente, nous la constatons clairement aujourd'hui. Elle détermine un brassage incessant, dans tous les sens et de toutes les façons ; corrélativement varient les influences qui s'exercent sur les organismes. Des changements qui se produisent ainsi, on aperçoit aussitôt les conséquences possibles. D'évidence, les conditions de la nutrition générale — le métabolisme — subissent des modifications ; mais souvent aussi les variations des influences externes entraînent des déplacements. De ceux-ci, il faut mesurer la grande importance ; ils modifient la répartition des animaux et des plantes à la surface du globe : ils s'éloignent les uns des autres ou, tout au contraire, se rapprochent et se rencontrent. Que des rencontres puissent résulter, et résultent parfois, des conflits, n'en doutons pas. Mais que ces conflits représentent le cas général, ou simplement le plus fréquent, rien n'autorise à le dire. Les conditions des rencontres sont multiples et diverses, on ne saurait trop y insister, et leur issue très variable. Ces conditions, au surplus, sont souvent telles qu'elles mettent certains individus à l'abri de tout

danger, quels que soient leurs moyens propres : ainsi s'établissent ces « reliquats », sauvegardes d'une espèce.

De toutes façons, les individus qui survivent ainsi, comme ceux qui l'emportent dans un conflit, sont, véritablement, des individus quelconques. Rien, en conséquence, n'autorise à parler d'une sélection conservant les individus les plus aptes, dont la survivance marquerait un « progrès ». Nous devrons précisément examiner les conditions mêmes et les résultats des changements que subissent les organismes.

Essayons, auparavant, de placer les phénomènes que nous venons d'examiner dans leurs liaisons naturelles, en envisageant l'organisme vivant comme partie intégrante du complexe organisme × milieu. Nous comprendrons alors, en dehors de toute considération anthropomorphique, que la persistance ou la disparition d'une espèce résulte nécessairement de l'interaction des éléments du complexe, interaction conçue de la façon la plus compréhensive. La question n'est pas, en effet, de substituer un « moyen de défense » à un autre ; elle est d'expliquer comment cette interaction constante n'aboutit, en fin de compte, pour une espèce, qu'à des destructions partielles ; comment persiste presque toujours, pour chaque espèce, un petit nombre d'individus qui suffit à la maintenir, sans autre action sélective que la disparition des individus incapables de satisfaire par eux-mêmes aux échanges vitaux essentiels, en dehors de toute agression ou de toute compétition ; comment, enfin, des espèces disparaissent cependant, par le simple jeu des influences qui règlent les relations de l'organisme et du milieu. La vie et la mort des espèces dépendent donc, en dernière analyse, non de capacités particulières à un organisme, mais d'un ensemble de conditions communes à tous, qui interviennent isolément ou réunies, limitant ou accentuant la destruction ou la multiplication.

L'attraction qui entraîne certains organismes les uns vers les autres domine le phénomène. Ses conséquences varient au gré des cas particuliers ; mais elle n'est pas effective en toutes circonstances : liée à des conditions bien définies, des influences multiples et diverses la favorisent ou lui font obstacle. Tout d'abord, la puissance attractive change en fonction de la masse qui attire. Or, où que ce

soit, les organismes ne sont pas répartis d'une manière uniforme ; les uns sont isolés, les autres réunis en groupes d'importance variable : ceux-ci attirent, plus fortement et de plus loin que ceux-là, les agresseurs qui se trouvent dans leur zone d'influence. De plus, le nombre d'agresseurs qui entre dans cette zone d'influence ne demeure pas forcément constant : il augmente ou diminue suivant le cas, dans des proportions très diverses. Corrélativement, un nombre variable d'individus isolés des espèces victimes reste indemne ou risque d'être détruit, car les probabilités de rencontre changent en raison directe de la « densité » et du nombre relatif.

L'abondance d'une espèce en individus et, par suite, sa capacité reproductrice ne jouent donc qu'un rôle secondaire comme condition de persistance. Dès lors, contrairement à l'opinion courante, ni une grande fécondité, ni une fécondité limitée ne modifient sérieusement les possibilités de durée d'une espèce. Et, d'ailleurs, l'observation ne montre-t-elle pas que les espèces peu nombreuses en individus se perpétuent aussi bien que les autres? De tout ce qui précède, ne découle-t-il pas que la multiplicité des individus ne confère aucun avantage? Parfois, même, ne constitue-t-elle pas un inconvénient majeur? d'une part, la multiplicité des agresseurs suffit à neutraliser l'effet d'une multiplication intense des victimes ; d'autre part, l'abondance de celles-ci favorise leur agglomération en groupes étendus, tandis que leur petit nombre favorise leur dispersion et leur isolement. La valeur relative des affinités se modifiant en fonction du mode de répartition des individus, l'espèce dont la force attractive est accrue par le groupement courra les risques les plus graves ; c'est elle qui attirera le plus et le plus fortement. Le grand nombre des individus créera donc des conditions défavorables à la persistance. Toutefois, la multiplicité des représentants d'une espèce va souvent de pair avec une dispersion très étendue : par suite, grâce à la diversité des conditions locales, un certain nombre d'individus échappe à la destruction. Mais les espèces représentées par un petit nombre d'individus y échappent également, en conséquence de leur dissémination. La capacité reproductrice ne modifie vraiment pas les conditions de la vie et de la mort des espèces.

La dispersion différentielle des agresseurs et des victimes joue un rôle particulièrement important. L'étendue des régions où peut vivre une espèce victime dépassant l'étendue de celles où vivent ses agresseurs habituels, la première échappe à l'influence des seconds. Durable ou momentanée, strictement locale ou largement régionale, la disjonction des aires de répartition importe surtout par l'établissement de zones où les victimes vivent à l'abri de leurs agresseurs.

Toutefois, variations et différences dans la répartition, dans l'habitat, dans le nombre relatif ne sont jamais définitives ; elles dépendent exclusivement de conditions extérieures aux organismes ; parmi elles, le régime alimentaire entre rarement en jeu. Les qualités et l'intensité de l'éclairement, le niveau de la température, le rythme de ses variations et l'importance de ses oppositions ; l'état hygrométrique, la constitution de l'atmosphère, la nature du sol et mille autres influences mènent les organismes : elles les groupent ou les dispersent, facilitent, diminuent ou suppriment l'exercice normal des interactions. Ainsi, à tout instant, les conditions de vie changent ; à tout instant, par suite, naissent de nouvelles possibilités de persistance ou des risques nouveaux de disparition. Ces changements incessants n'ont, à l'ordinaire, qu'une faible amplitude et n'exercent qu'une action très localisée. Ils suffisent, néanmoins, pour provoquer une redistribution permanente des organismes et modifier les possibilités de rencontre des agresseurs et des victimes.

Les organismes fixés, plantes et animaux, subissent, sans pouvoir y échapper, toutes les variations ; suivant le cas, ils succombent ou survivent. Les organismes libres se déplacent, et les directions qu'ils prennent résultent presque toujours de l'ensemble des modifications du milieu. Chaque espèce, chaque individu possédant une organisation qui lui est propre, les mêmes influences ne les entraînent pas tous du même côté. Par suite, la redistribution qui s'effectue est un véritable chassé-croissé dans toutes les directions. Les individus vont et viennent, passant d'un endroit à l'autre, stationnent ici, ou traversent simplement une zone, revenant aux mêmes lieux, et les abandonnent aussitôt. Ces perpétuels déplacements paraissent incohérents : en réalité, ils traduisent étroitement les incidences qui se croisent, s'associent ou se contrarient. En toute occurence, la ques-

tion alimentaire ne se pose qu'après coup : suivant le sens dans lequel elle se résout, suivant les rencontres, l'effectif de telle espèce se maintient, celui de telle autre diminue.

Parfois, les conditions nouvelles, en entraînant la multiplication des représentants d'une espèce, entraînent également la multiplication de ceux d'une autre espèce qui vit des mêmes aliments. Augmentant en nombre de façon notable, ils constituent une population nombreuse et dense, qui exerce sur les agresseurs une attraction puissante et leur offre des conditions de vie favorables. Dès lors, ces agresseurs se multiplient, décimant l'effectif de leurs victimes. A mesure que cet effectif diminue, les rencontres se raréfient, et les pertes avec elles. Forcément, en effet, la population prend, progressivement, une dispersion de plus en plus disséminée. Et, outre que l'isolement relatif des individus les dissimule en quelque mesure, l'attraction qu'ils exercent s'affaiblit, jusqu'à devenir négligeable. En conséquence, les agresseurs subissent le contre-coup de leurs propres ravages ; ils diminuent de nombre et semblent disparaître.

A ce moment, les conditions redeviennent favorables pour l'espèce victime ; elle recommence à pulluler. Mais, alors, son influence attractive augmente, les agresseurs se multiplient, et le cycle recommence. Il recommence suivant un rythme soumis aux multiples influences, favorisant tantôt une espèce, tantôt l'autre.

Ce balancement est, en fait, un phénomène commun à tous les êtres vivants. Certes, il n'acquiert pas, pour tous, une amplitude qui attire l'attention ; depuis longtemps néanmoins les naturalistes ont remarqué ces variations périodiques : nous en avons rencontré plusieurs exemples.

Assurément, l'intense multiplication d'une espèce n'entraîne pas forcément une multiplication de ses agresseurs. Bien des organismes répandus à foison n'attirent que peu de prédateurs. Bien des animaux, bien des plantes, la mouche domestique, les souris, la pâquerette et tant d'autres, occupent souvent d'immenses étendues, se perpétuent presque en toutes saisons, sans que l'on observe une diminution appréciable de leur nombre, ni une multiplication marquée de leurs agresseurs. Si donc l'extrême

abondance d'une espèce est l'une des conditions de la pullulation d'un parasite ou d'un prédateur, elle n'en est pas la condition suffisante. Parasites et prédateurs peuvent être, à leur tour, victimes d'agresseurs qui limitent leur extension, à moins que des conditions intercurrentes, favorables aux uns, ne fassent relativement obstacle aux autres. L'extension de la cochylis, par exemple, dépend à tout instant, nous l'avons vu [1], de l'état hygrométrique, en dépit de l'extension des vignobles.

Très souvent, néanmoins, une extrême pullulation aboutit à la raréfaction des espèces qui pullulent. D'une part, la consommation qu'elles font des matériaux nutritifs provoque parfois la disette, au moins relative, qui ralentit, puis arrête la pullulation ; d'autre part, servant elles-mêmes d'aliment à d'autres espèces, leur quantité ne tarde pas à diminuer dans des proportions considérables. Que ce balancement ait une grande amplitude ou se réduise à de faibles oscillations, souvent il donne l'impression d'un « équilibre » constamment détruit et constamment rétabli, comme si, à chaque instant, grâce à une protection efficace, la reproduction comblait les vides.

Bien évidemment, n'en doutons pas, l'impression ne correspond à aucune réalité : rien n'autorise à parler d'équilibre, surtout si, par ce mot, on prétend désigner un phénomène tel qu'un nombre déterminé d'espèces ou d'individus doit constituer la faune et la flore d'une région. Cependant, implicitement ou non, bien des auteurs acceptent une pareille conception. Même, ils envisagent volontiers, comme conséquence nécessaire, le rôle « régulateur » des parasites. Ils distinguent ainsi et opposent deux classes d'organismes, les agresseurs et les non-agresseurs, ceux-ci peuplent la terre, ceux-là maintiennent la paix et limitent le domaine de chacun. Faut-il insister sur cette évidence que la qualité d'agresseur et celle de victime sont des qualités très relatives ? que tous les organismes vivent, en définitive, directement ou non, aux dépens les uns des autres, que l'agresseur d'aujourd'hui sera la victime de demain et inversement? que la vie de tous dépend d'influences innombrables, si bien que le phénomène de la variation numérique, sous son apparente simplicité, résulte d'une interaction prodi-

(1) Voir p. 226.

gieusement complexe, qui détermine à chaque instant l'importance relative des individus et des espèces, modifie sans cesse les conditions générales d'existence, aboutit enfin à régler le sens et l'intensité de l'attraction ou de la répulsion qui s'exerce entre organisme : abandonnons donc ces conceptions simplistes.

Pourquoi, du reste, attribuer une importance spéciale à la persistance ou à la dispersion d'une espèce ? Relativement à la question qui nous occupe, aucune des deux éventualités n'a guère d'intérêt. Nous plaçant, en effet, à un point de vue général, la présence ou l'absence d'une espèce se ramène simplement à la vie ou à la mort d'un certain nombre d'individus semblables ou différents. Ce que nous constatons, c'est la proportion relative des diverses formes d'êtres, ce sont les variations de ces proportions sous les influences sans nombre qui modifient l'interaction générale. Que signifient donc nos constatations ?

Ce phénomène intéresse, ne l'oublions pas, des régions d'étendue variable. Souvent il demeure localisé, de sorte que les modifications quantitives que subit une espèce n'ont, pour elle, qu'une faible importance. Fréquemment même, les causes de destruction, pour ne parler que de celles-là, n'existent pas simultanément partout où vivent les représentants d'une espèce ; du moins n'y existent-elles pas avec la même intensité. Dès lors, quelles que soient ses pertes numériques d'un côté, l'espèce n'en persiste pas moins de l'autre.

Parfois, au contraire, quoique d'une façon moins fréquente, les influences destructrices portent, simultanément ou successivement, sur de vastes étendues. Des épidémies se propagent durant des mois, plus longtemps même, aboutissant tôt ou tard à une destruction totale. Pareil effet tient aussi bien à des causes locales, identiques ou analogues, intéressant plusieurs régions distinctes. Au surplus, une influence localisée, tombant sur une espèce à dispersion restreinte, suffit à produire pareil résultat.

De toutes façons, des espèces s'éteignent. Les données paléontologiques le montrent à l'évidence ; elles montrent même que les extinctions ne sont pas des faits exceptionnels. Mais en aucun cas elles ne montrent leur détermi-

nisme. Sans doute, on a formulé à cet égard bien des hypothèses ; elles manquent toutes de fondements. Si poussée soit-elle, l'analyse des faits paléontologiques ne met pas en évidence la trace des luttes, au cours desquelles ces êtres auraient succombé. Qu'ils fussent inaptes à vivre, nous le constatons. Mais où résidait leur inaptitude ? furent-ils victimes d'agressions renouvelées ?, n'ont-ils péri que sous l'action des influences extérieures et ne s'agirait-il, alors, que d'une « lutte » au sens métaphorique, c'est-à-dire réduite à un jeu de mots ?

En réalité, des disparitions d'espèces sont de tous les temps ; elles sont et demeurent un fait actuel ; les causes en sont complexes. L'homme moderne a vu disparaître un sirénien, *rhytina stelleri*, gros mammifère marin qui s'est éteint vers 1845. Chassé par l'homme, par le chien, par le chat, par le porc, *didus ineptus*, un oiseau, n'existe plus, dans l'île Maurice, depuis 1693 ; la même île a perdu 4 espèces de tortues. Les castors sont maintenant réduits à de rares individus, et leur nombre ne cesse de diminuer. Les loups, refoulés par l'extension de la culture et par le déboisement, n'ont-ils pas entièrement abandonné des régions très étendues, si bien que, constamment décimés, leur suppression complète apparaît prochaine ? Le coq de bruyère n'a-t-il pas disparu du Danemark à la suite de la suppression des pins dont il mangeait les jeunes pousses ? Et ne sait-on pas que la chasse intense menée par l'homme réduit chaque jour le nombre des baleines? Au demeurant, pour peu que nous cherchions, nous trouverions bien d'autres faits analogues, dans tous les groupes.

Mais alors, devons-nous nous demander si ces disparitions portent sur les moins aptes, et résultent d'une lutte ? Les espèces qui ont disparu, celles dont l'importance se réduit progressivement, ne renfermaient-elles que des incapables ? Les quelques exemples qui précèdent donnent une indication sur la signification de cette « incapacité ». Les unes ont succombé sous le nombre et la diversité des agresseurs ; les autres ont subi d'importants changements dans leurs conditions d'existence, d'alimentation, de la réduction des forêts ou de toute autre influence analogue : de « lutte », on n'en aperçoit aucune, même en donnant à ce mot le sens le plus large.

Ainsi, lentement ou brusquement, le nombre et la proportion relative des espèces varient, et varient sans cesse. Sans doute, notre observation, toujours limitée, ne nous donne-t-elle que des indications fragmentaires ; mais, de toute évidence, l'interaction du complexe *organisme X milieu* ne s'interrompt jamais et ne peut s'interrompre. Tout changement, si limité et si faible soit-il, se répercute donc forcément sur l'ensemble, sans que nous puissions prévoir le sens et la forme de cette répercussion : dans un bocal d'élevage, avons-nous vu, la présence d'une algue verte permet de vivre à une série d'êtres, tandis que la suppression de l'algue en entraîne la mort : et, cependant, aucune destruction directe ne s'exerce. De même, des larves d'oursin se développent bien ou mal suivant que, dans leur voisinage, séjournent ou ont séjourné des poissons, des crabes, des mollusques, ou une autre espèce d'oursin [1]. Tout nous ramène donc aux conditions d'échanges entre l'organisme et son milieu. Les possibilités varient ; quand elles se réduisent, un moment vient où tout effort reste vain.

Or, ce qui se passe en petit dans un aquarium se passe en grand dans la nature, sans arrêt, et sous les formes les plus variées. Directes ou indirectes, les interactions locales se propagent de proche en proche. Or, non seulement ces propagations lointaines échappent souvent à notre attention, mais encore nous ne rattachons pas toujours les phénomènes constatés à leurs causes médiates ; nous ne suivons pas l'enchaînement des influences dont nous constatons les effets. Cependant, n'en doutons pas, il suffit qu'en un point quelconque du globe survienne un incident d'apparence banale, pour qu'une espèce régresse ou se multiplie et qu'il en résulte une conséquence générale. Il en résultera, par exemple, une migration massive, l'envahissement de contrées étendues ; au demeurant, des perturbations très diverses. Les invasions, par exemple, en tous lieux et pour tous les organismes, résultent de cette interaction générale. Mais pour rattacher ces perturbations entre elles et à la série des événements qui les précèdent, il faut une analyse difficile à faire, même lorsqu'il s'agit de l'homme.

(1) Voir p. 202.

Dans cette suite complexe d'événements, une place reste-t-elle aux « moyens de défense » ? D'évidence, ces « moyens » n'occupent qu'une place fort restreinte. Tombant dans une foule envahissante de phytophages, le carnivore se laissera-t-il détourner par une simple disposition morphologique ? Les apparences affectées par les cochenilles n'empêchent pas les coccinelles de les dépister et de les détruire, à l'exception de quelques individus clairsemés, préservés par leur isolement même. — Le tégument velu de la chenille d'*arctia caja* n'empêche pas un braconide d'introduire ses œufs et d'enrayer, du même coup, une grave invasion. Cette pilosité, d'ailleurs, n'arrête pas davantage les lézards : Cuénot n'a-t-il pas trouvé des chenilles velues dans l'estomac de ces reptiles ? Qu'importe alors si la pilosité rebute d'autres animaux, tels que les crapauds?, elle n'acquiert pas, pour cela, la valeur d'un moyen de défense. Singulière défense, en effet, que celle qui arrête un ennemi peu actif, et laisse le champ libre aux agresseurs vraiment actifs ? Ne vaut-il pas mieux constater simplement que le crapaud ne joue aucun rôle dans la vie d'*arctia caja* ? Mais il faut constatater aussitôt l'action destructive du batracien vis-à-vis des abeilles et des fourmis.

Quelle que soit la prétendue défense que nous envisagions, la même conclusion s'impose, nous l'avons surabondamment constaté. La coquille des mollusques n'arrête ni les oiseaux de mer, ni les astéries, ni les larves de trématodes, qui les envahissent au point de mettre en question une population tout entière. Ailleurs, les larves de charançon, cependant enfermées dans un capitule de composée, périssent sous les coups de parasites, dans la proportion de 96 %. Ailleurs encore, l'aiguillon de l'abeille n'arrête ni l'action destructive du sphinx tête de mort et des galléries, ni l'attaque directe, et très efficace, des mésanges, des moineaux, des philanthes, des mantes et des crapauds. Certes, l'abeille pique : sa piqûre réussit-elle à la libérer d'un prédateur ?, nous avons vu qu'il n'en est rien. La « défense » n'a eu d'effet utile à aucun point de vue.

Mieux encore. A la faveur de la similitude des systèmes de coloration, certains animaux s'approcheraient, dit-on, de leur victime et s'introduiraient dans son nid. Ainsi procéderaient les volucelles vis-à-vis des guêpes. Assurément, *volucella zonaria*, pour préciser, entre dans le nid de

*vespa germanica* sans rencontrer d'opposition... ; mais, par une contradiction singulière, si une *vespa germanica* étrangère tente de pénétrer dans ce même nid, elle est aussitôt massacrée. Une guêpe, cependant, ressemble plus à une guêpe de même espèce que ne lui ressemble un diptère, si mimétique soit-il : la similitude spécifique pourrait, à bon droit, passer pour un mimétisme parfait. J. Lubbock rapporte, avec expérience à l'appui, une intolérance semblable des fourmis d'un nid déterminé vis-à-vis des fourmis de même espèce provenant d'un nid différent. Mais elles acceptent des commensaux et des parasites variés, mimétiques ou non. Continuerons-nous à proclamer l'effet protecteur du système de coloration ? Ne penserons-nous pas que l'immunité de la volucelle tient à des causes différentes, et que la similitude de la teinte n'a, à ce point de vue, aucune importance véritable ?

De cet ensemble de faits, dont la réalité s'impose, une première conséquence ressort, et nous y avons précédemment insisté : dans l'immense majorité des cas, la vue n'intervient pas dans la rencontre de deux organismes ; elle ne la facilite ni ne lui fait obstacle. Même lorsque, exceptionnellement, la vue entre en jeu, des similitudes, fort étroites en apparence, ne mettent pas les agresseurs en défaut, ainsi que le prouvent les expériences de Judd et de quelques autres [1].

Peut-être, cependant, pour se garder d'une conclusion hâtive, convient-il d'admettre que, d'une façon toute occasionnelle, certaines dispositions morphologiques — aiguillons, piquants, carapaces, ressemblances — arrêtent parasites ou prédateurs ; le jeu normal des vraies conditions de la vie et de la mort des espèces n'exclut nullement une telle possibilité. On sait, par exemple, depuis les expériences de Lhotelier et celles de Molliard, que les piquants se développent surtout chez les plantes qui vivent dans un milieu sec et bien éclairé : une fois les piquants formés, la perte d'eau diminue et l'assimilation augmente. De son côté, Droit a montré l'importance de ces piquants dans les échanges du végétal avec l'extérieur. Ont-ils en outre, une fonction de défense ? Ces plantes attirent des animaux variés, qui les mangent et les détruisent, sans que les épines y opposent le moindre obstacle. Certes, quelques agresseurs

(1) Voir p. 84.

occasionnels seront empêchés de dévorer un bout de tige : il ne s'agira là que d'un fait exceptionnel et lointain, conséquence d'une disposition anatomique dépourvue par elle-même de tout rapport nécessaire avec la protection de l'individu — ou de l'espèce.

Si exceptionnelle soit-elle, cependant, la conséquence peut se produire. Serait-elle sans importance ? ou, tout au contraire, ne faudrait-il pas admettre, avec Osborn, que sous l'influence de causes successives et différentes, la disparition d'une espèce se fait en deux temps, d'abord diminution très grande, puis disparition totale ? Et s'il en était ainsi, de simples dispositions anatomiques ne suffiraient-elles pas à neutraliser, précisément, l'action décisive de ces causes secondaires ? L'hypothèse ne paraît guère probable. Quand, sous l'action d'un agresseur, une espèce en est réduite à quelques individus, ses « moyens de défense » arrêteront-ils cet agresseur et limiteront-ils la destruction ? Comment le feraient-ils, à ce moment, puisqu'ils ne l'ont pas fait plus tôt ? L'isolement et la dissémination assurent, bien au contraire, une protection vraiment efficace ; leur effet reste constamment le même, quelle que soit la cause qui les détermine.

En réalité, il n'existe guère de faits positifs et indiscutables qui mettent en valeur l'efficacité des prétendus « moyens de défense ». Sans doute, serait-il vraiment abusif de prétendre qu'il n'en existe aucun ; néanmoins leur extrême rareté, et surtout leur caractère occasionnel, défend d'admettre qu'ils concourent véritablement à la persistance des espèces ; rien ne prouve que l'effet protecteur de l'un quelconque d'entre eux diminue le nombre des victimes dans une mesure appréciable. En revanche, un fait domine tout le débat : en dépit de ces « moyens » supposés, toutes les espèces subissent les attaques d'agresseurs, attaques d'un effet indubitable et sûr. Certes, ces attaques appartiennent à tout un complexe de conditions. Mais dans ce complexe, l'apparence extérieure, les manifestations fonctionnelles jouent-elles un rôle essentiel ? Tout permet d'affirmer qu'elles jouent simplement un rôle épisodique. Ce qui domine, ce sont les possibilités de rencontre des organismes, possibilités liées à des conjonctures diverses, fréquentes, rares, voire exceptionnelles. Elles dépendent, en principe, du nombre d'individus de chaque

espèce et de leur mode de dispersion, de leur redistribution, de toutes les influences, habituelles ou non, de tous les objets qui occupent l'environnement. Il faut plus encore. Une fois les individus en présence, il n'y aura d'agresseur et de victime que dans la mesure où l'un d'eux exercera, sur l'autre, une attraction capable de provoquer le contact. Du moment qu'elle se produit, l'organisme qui attire est-il désormais sans défense ? Assurément, parvenu au contact de la victime qui attire, l'agresseur éprouve parfois quelques difficultés ; l'expérience et l'observation montrent que, parasite ou prédateur, il les surmonte généralement.

Mais lorsqu'un organisme passe, sans l'attaquer, tout à côté d'un autre organisme dont l'aspect morphologique évoque l'idée de défense, l'interprétation courante est-elle justifiée ? Assurément non, et rien ne saurait la justifier. Parce que deux organismes se rencontrent sans échanger des coups, sommes-nous autorisés à penser et à dire que l'un des deux est défendu contre l'autre ? D'une manière générale, concluons simplement qu'entre eux n'existe aucune affinité, que rien n'attire le premier vers le second, ou réciproquement. Suivant l'opinion courante, on admet, par exemple, que toute sécrétion « corrosive » ou « méphitique » constitue un « moyen de défense ». Or, chacun le sait, l'action corrosive ou méphitique n'a rien d'absolu ; des agresseurs existent pour lesquels cette action n'existe pas. Dès lors, ne vaut-il pas mieux exprimer le fait, et constater cette évidence que les organismes diffèrent les uns des autres, qu'ils ne réagissent pas de la même manière aux mêmes influences. Chacun d'eux possède sa constitution propre, d'où résultent ses réactions.

Le phénomène se présente de façon concrète dans l'action du calcium sur les végétaux. Tandis qu'il est assimilé par les uns, il désorganise les autres. Dire alors que le calcium est défendu contre certaines plantes, ou celles-ci contre celui-là, serait utiliser un langage d'une singularité frappante. Nous employons pourtant ce langage à propos de faits exactement comparables ; et il ne nous choque point, parce qu'il s'applique aux interactions des êtres vivants et que nous ramenons tous les êtres à l'échelle de l'homme. Cependant, la nature des affinités qui existent entre eux ne diffère pas de la nature des affinités qui existent entre un végétal et un animal, entre deux végétaux ou deux

animaux. Elle est d'ordre physico-chimique. Et l'on ne peut alors, sans abus, parler de défense dans un cas plus que dans l'autre.

Comment, dès lors, l'hypothèse de la sélection naturelle rendrait-elle compte du mécanisme de la vie et de la mort des espèces ? Comment rendrait-elle compte de la nature et de la genèse des relations qui lient les organismes entre eux ? Tous les faits précédemment exposés jettent, au contraire, quelque clarté sur la première partie du problème ; et quant à la seconde, que savons-nous à son sujet ?

La genèse des affinités réside essentiellement dans l'ensemble des conditions qui régissent l'interaction du complexe organisme × milieu. Parmi ces conditions, la constitution des diverses matières vivantes possède, au point de vue qui nous occupe, une importance de premier plan. Cette constitution dépend de la nature des substances composantes, de leur état physique et chimique, de leurs proportions relatives. Que les organismes dérivent tous d'une unique masse initiale de matière vivante ou de plusieurs masses nées en divers points du globe, les différences qui les séparent sont de même ordre. Mais, en conséquence de leur état physico-chimique, mises en présence les unes des autres, toutes ces masses — tous ces organismes — ne se comportent pas de la même manière : les unes s'attirent, les autres se repoussent, d'autres encore demeurent indifférentes. L'origine des affinités que nous constatons remonte, à coup sûr, très loin. Ces affinités se sont établies au fur et à mesure que les masses initiales se différenciaient sous des influences variées, et sans qu'intervienne aucune action sélective, au sens darwinien du mot ; elles dérivent, en conséquence, des phénomènes généraux, des interactions multiples, qui déterminent des variations.

De toute évidence, des affinités, faibles ou marquées, existent aussi bien entre organismes topographiquement éloignés les uns des autres qu'entre organismes vivant dans un voisinage immédiat. Faibles ou marquées, elles restent forcément sans emploi tant que les circonstances maintiennent les distances. Mais dès qu'une influence extérieure rapproche les distances, le jeu des affinités ne manque pas de se produire. Inversement, une influence analogue ou différente séparera un organisme de ceux avec lesquels il a

des affinités. De l'une et de l'autre de ces éventualités, les conséquences sont diverses.

Les résultats d'une rencontre varient, en effet, au gré des cas particuliers. Ou bien la rencontre crée, pour l'un des organismes en présence, ou pour tous à la fois, des conditions pires que celles dans lesquelles ils vivaient auparavant : la disparition de l'un d'eux, de quelques-uns ou de tous pourra s'ensuivre ; — ou bien les conditions nouvelles permettent l'établissement d'un équilibre d'échanges avec l'extérieur : ces organismes s'adapteront et, par suite, persisteront. Peut-être l'équilibre nouveau se manifestera-t-il, d'une manière ou d'une autre, dans la morphologie ou le comportement. Le polyphagisme, par exemple, ne résulterait-il pas, chez certaines espèces, des conditions de vie, très limitées, de ces espèces ? Ainsi *cacaecia costana*, papillon hygrophile vivant constamment au bord de l'eau, impose à ses chenilles un régime alimentaire réduit aux plantes qui croissent dans les terrains humides : elles mangeront ces plantes ou mourront. En fait, elles attaquent des plantes très variées, y compris les vignobles inondés. Ne serait-ce pas que les affinités de *C. costana* ont été développées par la rencontre de végétaux très différents, qu'entraîne, pour elles, la vie dans des conditions d'extrême humidité ?

Si la rencontre de deux, ou d'un plus grand nombre d'organismes crée pour l'un d'eux des conditions aussi favorables, ou meilleures, que les conditions antécédentes, l'équilibre des échanges — l'adaptation — s'établit sans difficultés; mais l'établissement de cet équilibre n'en implique pas moins une variation du métabolisme. Le cas de *lecanium corni*, cette cochenille si bien étudiée par P. Marchal, est un exemple frappant, à la fois de cette adaptation rapide et des variations consécutives : entraînée vers l'acacia et vivant à ses dépens, elle subit des modifications morphologiques, en conséquences d'un régime alimentaire nouveau.

En pareille occurence, du reste, le nouveau régime n'entraîne pas, à lui seul, des modifications. L'excellence des conditions a pour corollaire fréquent la multiplication des individus attirés et, par voie de conséquence, la diminution plus ou moins rapide de l'espèce qui attire, voire sa disparition. En revanche, la pullulation de l'agresseur crée pour lui, si la nourriture vient à manquer, une cause de

disparition ou de migration. En cette dernière éventualité, le changement de milieu entraîne des variations de la morphologie, de l'activité fonctionnelle ou des affinités. Dès lors intervient la question d'hérédité, du maintien dans la descendance des individus chez qui ces variations ont apparu.

Ainsi, le sort des espèces, étroitement lié à l'interaction générale de l'organisme et du milieu, ne résulte ni de dispositions morphologiques, ni de modes d'activité fonctionnelle. Cessons de croire que l'être vivant se défend sans cesse contre une horde d'ennemis, contre des difficultés sans nombre, qu'il ne continue de vivre que si sa forme ou ses fonctions assurent sa « défense ». En fait, tout organisme est un système anatomo-physiologique (1) dont les parties dépendent étroitement les unes des autres. Tout système varie sans cesse en même temps que varient les conditions de son environnement. Il varie dans son ensemble ; et tout nouveau système issu de ces variations ne persiste que dans la mesure où il est compatible avec les conditions de ses échanges avec le milieu.

Sinon, nulle « défense » n'empêche l'organisme de disparaître. On ne saurait trop le redire : la rencontre de conditions suffisantes est liée à un inextricable complexe de conditions faites d'un ensemble d'influences où forme et fonctionnement ne jouent qu'un rôle accessoire, où l'essentiel dépend d'influences jouant dans tous les sens, dispersant ou groupant les individus, les répartissant, favorisant ainsi le jeu de leurs affinités ou y faisant obstacle.

Les conséquences des changements qui se produisent ainsi dépassent, du reste, la question même de la survivance ou de l'extinction des espèces, car les espèces qui survivent ne restent pas pour cela semblables à elles-mêmes. En même temps que varient les influences du milieu, les organismes se transforment ; du moins, certains individus acquièrent des propriétés constitutionnelles nouvelles, origine des changements de la forme, de l'activité fonctionnelle ou du comportement. Dans ces changements n'interviennent d'autres « défenses » que la nature et l'activité des échanges avec l'extérieur ; l'organisme modifié, souche

(1) Voir *Transformisme et Adaptation.*

d'une nouvelle espèce, persiste. Et il persistera, en dépit des agresseurs, aussi longtemps que persisteront des conditions d'échanges satisfaisantes. En l'absence de ces conditions, les individus succombent, l'espèce disparaît.



Nous voilà donc décidément contraints d'abandonner l'idée de lutte universelle déterminant le tri des formes particulièrement « évoluées ». Si attentivement que l'on examine les êtres organisés, on n'aperçoit pas ce caractère singulier qui résulterait fatalement de la sélection issue de compétitions incessantes : le perfectionnement des moyens de destruction, aussi bien que des moyens de défense. Si certaines dispositions morphologiques, si certains modes de fonctionnement suggèrent l'idée d'armes offensives ou défensives, force nous est bien de reconnaître qu'il s'agit d'une interprétation étrangère à la réalité ; nous attribuons à l'ensemble des organismes ce qui est le propre des humains. Certes, bien que dégagé de cette extrapolation abusive, nous constatons, cependant, des antagonistes et des conflits ; mais nous constatons aussi qu'ils sont des manifestations isolées, caractéristiques d'un nombre restreint d'organismes ; l'immense majorité trouve sa pâture sans difficultés véritables, sans soutenir la moindre lutte et, souvent même, sans provoquer l'irréparable. Certes, l'interdestruction permanente est un fait indéniable ; mais les pertes se répartissent entre les différentes espèces, en fonction des innombrables conditions que nous avons examinées. Et, d'une façon très générale, de chaque espèce persiste toujours un nombre d'individus suffisant pour maintenir chacune d'elles.

Tout de même, le monde vivant évolue. Nous n'avons plus le droit, aujourd'hui, d'en douter. Qu'ils se compliquent ou se simplifient, les organismes se transforment. Comment cela se produit-il ? et par quel mécanisme ? Darwin ne s'est pas posé la question. Admettant que les êtres varient, il conçoit que les variations qui persistent sont des « adaptations progressives » à certaines conditions d'existence. A aucun moment il ne cherche à comprendre d'où viennent ces variations, ni en quoi consiste l'adaptation.

Tel est cependant le problème, que Lamarck a si clairement posé. Pour le résoudre, trop souvent les hypothèses se substituent aux faits ; du moins, ne tenant pas compte de tous les faits, elles s'appuient, de façon presque exclusive, sur des données morphologiques arbitrairement isolées. Telle est, notamment, la conception d'Eimer sur l'*orthogenèse*. Celle-ci consiste à admettre que l'évolution s'effectue d'une façon régulière dans une direction bien définie. Disposant une série de formes d'un groupe déterminé suivant leur degré de complication ou d'accentuation, Eimer estime que chacune d'elles marque une étape de l'évolution et réalise un progrès sur les précédentes. L'évolution se ramènerait ainsi au déroulement nécessaire d'une suite de dispositions morphologiques se dégageant les unes des autres. Que vaut l'hypothèse ? Elle s'accorde au mieux avec la conception darwinienne, puisqu'elle tente d'expliquer comment, d'une forme initiale, se dégagent des formes de mieux en mieux développées, et dans le même sens. Sans doute, n'explique-t-elle pas l'origine de la variation initiale, ce qui est le point essentiel : Wiedersheim, nous allons le voir, a tenté de combler cette lacune dans un cas partilier.

Évidemment, il est toujours possible de mettre en série des formes plus ou moins analogues. On peut, par exemple, disposer des ailes de papillons de façon à passer d'une coloration et d'une nervation sans ressemblance avec une feuille à une coloration et une nervation simulant assez exactement une feuille morte. Les naturalistes ont appliqué le procédé dans un très grand nombre de cas. Les exemples les plus connus sont ceux des membres des équidés et des ruminants, que l'on range en une série passant de 5 doigts à 1 ou 2. On pratique la même opération pour marquer le passage de la forme du crâne des anthropoïdes à la forme du crâne de l'homme. Du sinanthrope à l'homme actuel on compte l'accroissement de la capacité crânienne, l'élévation du front, la disparition du bourrelet sus-orbitaire (la visière), la face passant progressivement sous le crâne, l'apparition du menton, etc.

Ces considérations reposent-elles sur un fait précis qui légitime la mise en série des formes ? Seules la régression de 4 doigts des équidés paraît progressive d'une espèce à l'autre et telle que l'on puisse mettre en série, étage par

étage géologique, des espèces fossiles jusqu'aux espèces actuelles. Au dire de Wiedersheim, ces variations successives et de même sens résulteraient de la sélection naturelle. Il admet que « l'extrémité inférieure doit subir les premiers chocs dans la lutte pour l'existence, de sorte que les conditions extérieures ambiantes doivent exercer sur elle une action modificatrice puissante ».

On pourrait s'étonner que les ruminants n'aient pas subi la même réduction que les équidés, qu'il leur reste deux doigts au lieu d'un seul. Et l'on s'étonne surtout que, parmi les ruminants actuels, tous n'aient pas subi la même réduction. Sans doute répondra-t-on qu'ils n'appartiennent pas à la même lignée et n'ont peut-être pas tous terminé, leur évolution. N'empêche que le 3e et 5e doigt du chevreuil comme ceux du porc sont très incomplètement réduits, tandis qu'ils sont rudimentaires chez le mouton et nuls chez le chamois. Certes, on construit aisément une série parallèle à celle des équidés ; mais tandis que celle-ci se compose d'animaux appartenant à des couches géologiques successives, ceux-là sont tous actuels ; et l'on aperçoit mal pour eux, la marche d'une réduction progressive.

Quant à établir une relation quelconque entre ces réductions ou ces dispositions et la sélection naturelle, il faut y renoncer. Ne suffit-il pas de comparer entre eux les ruminants actuels pour constater que le degré de réduction des deux doigts ne soutient aucun rapport avec le mode d'existence et la rapidité de la course ? Et cette constatation, chez les ruminants, permet de penser que la succession établie pour les équidés repose sur une mise en série arbitraire d'un cas privilégié. Au surplus, on se demande où est le « progrès », l'avantage que procure la réduction des doigts. Il convient d'ajouter, en ce qui concerne ces mêmes équidés, que la disposition des tubercules dentaires, auxquels les paléontologistes attribuent une complication progressive d'une espèce à l'autre, n'ont en réalité qu'un enchaînement tout hypothétique.

De même, quand on recherche les ressemblances et les différences des divers anthropoïdes et des hommes, on se rend compte combien il est difficile de les mettre en série. On y parvient, à la rigueur, quand on n'examine que la forme du crâne et ses rapports avec la face. Encore faut-il remarquer que l'étude comparative des anthropoïdes actuels

rend impossible une mise en série véritable. Tandis que le crâne du chimpanzé est un crâne à sutures plates comparables à celles des hommes, le crâne du gorille et celui de l'orang sont caractérisés par d'énormes crêtes osseuses qui correspondent à ces sutures. En revanche, ces deux dernières espèces diffèrent l'une de l'autre par d'autres caractères : tandis que le rapport de la longueur des bras à la longueur de la jambe est de 101,8 chez le gorille, il est de 140 chez l'orang. De même la largeur du bassin du gorille l'emporte de 21 % sur sa dimension antéro-postérieure de 16 % chez l'orang, alors que ces deux dimensions sont sensiblement égales chez le chimpanzé. Notons que ces dimensions forment une série croissante du chimpanzé à l'homme ; et remarquons aussitôt que toutes ces espèces sont contemporaines, que la sériation change de sens suivant le caractère considéré. Tandis que, par exemple, l'homme, l'orang et le gibbon ont 12 côtes, le gorille et le chimpanzé en ont 13 : l'homme et le chimpanzé sont ainsi séparés, tandis que d'autres caractères les rapprochent.

Ces indications, que l'on pourrait multiplier, montrent clairement le défaut principal de l'orthogenèse : elle repose sur l'examen de caractères isolés : la nature artificielle et conjecturale d'une pareille construction ne laisse donc prise à aucun doute. Elle s'établit aisément dans un certain sens, nous venons de le voir, pour un caractère isolé, entre espèces contemporaines ; pour les mêmes espèces et pour un autre caractère, elle s'établit dans un sens différent. Rien ne permet de dire qu'elle réponde mieux à la réalité quand il s'agit d'espèces recueillies à différents étages géologiques.

En définitive, l'orthogenèse est une construction faite d'hypothèses sans fondements, à partir de faits isolés, incomplètement étudiés : hypothèse, l'affirmation qu'une forme réalise ou non un « progrès » ; hypothèse, l'affirmation que de ce progrès résulte un « avantage », une « adaptation » meilleure ; hypothèse, avant tout, la conception même du progrès, conception strictement anthropomorphique : nous n'avons à son sujet d'autre critère qu'une apparence extérieure ; et rien ne prouve que cette apparence corresponde à la réalité.

Au surplus, la question serait de savoir sous quelle influence s'effectuerait ce déroulement orthogénétique. Si

Eimer envisageait l'influence du milieu, nombre de naturalistes rejettent cette explication et font appel à quelque stimulus dirigeant les transformations des organismes. Faut-il admettre cette conception mystique ? elle repose exclusivement sur notre ignorance et s'écarte manifestement des faits. Elle répond, bien sûr, à certaines apparences interprêtées sans critique.

Considérant des caractères isolés — on ne saurait trop y insister — il est toujours possible d'établir une série croissante ou décroissante. Au moyen d'un ensemble de papillons bien choisis, on établira, nous l'avons vu, avec une suffisante approximation, une série aboutissant à la « feuille morte ». Seulement, nous ignorons tout de l'origine des papillons ; rien ne nous permet de dire si ces formes d'ailes appartiennent à des êtres descendant les uns des autres. De même, la mise en série des crânes humains à partir du pithécanthrope frappe vivement l'imagination des observateurs ; dès lors, ils comblent les lacunes de leur information au moyen d'une influence imaginaire. Cependant, la moindre attention permet de constater l'arbitraire de cette opération. Certes la superposition stratigraphique est un guide ; mais elle ne nous renseigne nullement sur les liens de descendance de ces divers types. Et d'autant moins que si, au lieu de s'en tenir à l'examen de quelques particularités, on examine l'ensemble du corps, on constate bien des différences, voire des oppositions.

Les ressemblances sur lesquelles repose l'orthogenèse n'en existent pas moins. Mais ce quelles traduisent, ce n'est pas une descendance rectiligne, c'est un ensemble de variations à partir d'une origine commune, tout au moins à partir d'organismes constitutionnellement très semblables. En d'autres termes, les diverses formes que nous observons, nées à des moments différents ou non, ne sont pas les formes successives d'une même lignée ; elles appartiennent à des lignées distinctes, issues ou non d'un point commun. Que l'on puisse, parfois, les mettre en série linéaire, comme si elles descendaient les unes des autres, soit ; mais, en réalité, victimes d'une illusion, ne mettons-nous pas en série des formes impliquant une dérivation en éventail ?

Au surplus, l'examen critique de ces diverses formes conduit à se demander en quoi l'une quelconque d'entre

elles constitue un « progrès » — un avantage — relativement à celle qui la précède : que le pied d'un quadrupède n'ait qu'un orteil ou en ait cinq, sa capacité de marche ou de course ne change guère ; que la face humaine soit ou ne soit pas sous le crâne ne paraît avoir aucun intérêt ; rien ne prouve, notamment, que ce changement, tout comme la disparition du bourrelet sus-orbitaire, ait un rapport de cause à effet avec le développement de l'intelligence.

De toutes façons, l'origine de ces variations resterait encore à préciser. Faire appel à quelques stimulus interne ne fait que déplacer la question, sans aider à la résoudre.

La théorie mutationniste propose une autre solution. Elle admet que l'évolution s'effectuerait suivant un mode discontinu : brusquement, dans une lignée, apparaît une variation bien marquée ; elle est immédiatement héréditaire. Le fait même de la mutation n'est pas contestable. Si l'état actuel de nos connaissances ne permet guère d'admettre le développement lent et régulier d'une forme donnée dans une suite de générations, en revanche la réalité de changements « brusques » amène d'intéressantes suggestions. Souvent d'apparence relativement importante, elles apparaissent « spontanément » dans un élevage et se perpétuent dans une lignée. Les drosophiles notamment, fournissent de nombreux exemples de cet ordre.

Mais l'apparition de ces mutations n'est subite qu'en apparence. Sans nul doute, elles traduisent des changements physico-chimiques intervenus au cours du développement individuel; mais rien n'autorise à supposer que pareil changement soit « spontané », dû à quelque « stimulus » interne.

Quoi qu'il en soit, et nous allons revenir sur ce point, la question essentielle qui se présente est de savoir si ces « mutations » manifestent vraiment une évolution véritable. Parfois, en effet, morphologiquement d'importance réduite, ces mutations résident dans un détail qui modifie peu l'ensemble de l'être considéré : la couleur des yeux, la longueur, voire l'absence des ailes, etc. Mais, en d'autres cas, les variations brusques que nous constatons affectent, nous le verrons, une certaine ampleur, et entraînent une modification marquée de l'apparence extérieure. Il faut cependant retenir qu'en toute occurence elles n'intéressent

souvent, dans une génération, qu'un nombre restreint d'individus. Dès lors, comment ceux-ci, perdus dans la foule, seraient-ils le point de départ d'une lignée nouvelle ?

Certes, une mutation isolée, ou limitée à quelques individus, ne fera que difficilement souche de descendants semblables. Mais il existe des raisons d'admettre que des changements, non pas identiques, peut-être, dans tous les cas très comparables, affectent plusieurs individus d'une même lignée. Lorsque l'on soumet, par exemple, à l'action de températures anormales un certain nombre d'œufs de poule, on obtient généralement plusieurs embryons anormaux ; du point de vue morphologique, ce sont des mutations. De ces anomalies, les unes sont plus fréquentes que les autres ; l'essentiel est de constater leur diversité. Celle-ci tient, non pas à l'influence mise en jeu — la même pour tous les œufs mis en expérience — mais au fait que ces œufs appartiennent à des lignées distinctes. Si faibles soient-elles, les différences qui les séparent traduisent des différences dans les processus du développement ; et ces différences se traduisent par l'apparence extérieure. Suivant toutes probabilités, les choses ne se passent pas autrement dans la nature.

Nous voilà donc enclins à penser que les mutations « spontanées » ne sont pas, en principe, des variations isolées, sans lendemain. La production des oiseaux à « bec croisé » donne un exemple très exact de ce phénomène. Poisson et Mercier ont décrit des poules à bec croisé nées de femelles à bec normal, mais qui donnaient fréquemment des poussins anormaux. Fait notable, ces poussins anormaux naissaient dans certaines régions normandes à l'exclusion des autres. Et les œufs pondus par les poules à bec croisé donnent des poussins anormaux. Or, chacun sait qu'il existe des passereaux, les *loxia*, précisément caractérisés par la disposition croisée du bec. Et, justement, la déviation de la mandibule supérieure des poussins est parfois comparable à celle du bec des *loxia* : le parallélisme est frappant. Peut-on repousser l'idée que la disposition du bec des *loxia* est, à l'origine, une mutation, tout comme le bec croisé des poussins ? Ni chez les uns, ni chez les autres, cette disposition ne crée, ce semble, un avantage spécial ; tout se passe néanmoins comme si elle provenait d'oisillons

primitivement « anormaux », ayant finalement fait souche d'une « espèce » bien caractérisée.

Toutefois, la forme du bec ne suffit évidemment pas pour permettre de parler de la formation d'une espèce; cette forme peut n'être qu'une particularité d'apparence locale et de faible intérêt général. En réalité, quelle que soit la variation que l'on envisage, on est en présence, non pas d'un fait *local*, mais de la manifestation d'un état général. C'est l'individu tout entier qui diffère de sa souche, par son état constitutionnel. Parfois, sans doute, la variation morphologique qui attire notre attention paraît-elle seule en cause ; mais une analyse précise permet de constater, sur le même individu, d'autres manifestations de cet état nouveau. Faut-il des exemples ? Si nous connaissions l'origine des passereaux à bec croisé, peut-être n'aurions-nous nulle peine à constater les multiples différences qui les opposent à leur souche : réduits à des hypothèses, mieux vaut nous abstenir.

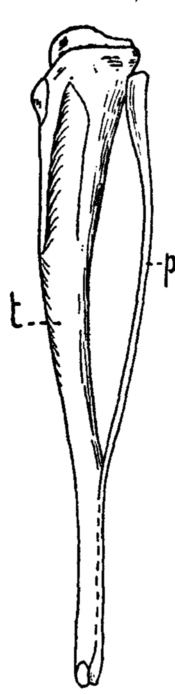


FIG. 28. — Segment jambier normal de la souris.
: tibia ; *p* : péroné.
(*D'après A. Hovelacque.*)

Fort heureusement, nous possédons des faits précis, particulièrement démonstratifs. Dans mes élevages de souris, ont apparu un jour des individus caractérisés par la disparition du tibia, du moins par la substitution d'un ligament fibreux à ce tibia (fig. 28 à 29). Il s'agissait d'une mutation véritable, héréditaire d'emblée, origine d'une lignée bien caractérisée, que j'ai suivie pendant cinq années. Bien que l'attitude du membre postérieur retînt, dès l'abord, l'attention, l'examen détaillé, pratiqué par A. Hovelacque, conduisit à constater d'autres particularités ; notamment et d'une façon constante l'hypertrophie du péroné, atteignant jusqu'à quinze fois son volume normal ; en outre, chez le plus grand nombre des individus, la polydactylie des membres postérieurs, ou la syndactylie ou une

ectrodactylie plus ou moins marquée. De plus, on constatait, chez toutes les femelles, une diminution marquée de la fécondité. Ces constatations démontraient, sans discussion possible, que l'état du tibia, loin de provenir d'une modification locale, traduisait l'état général des souris. Ajoutons que ces mutations ne se produisaient pas aux dépens de l'un quelconque des couples de mon élevage, mais de deux ou trois couples initiaux. Il ne s'agissait donc pas d'une mutation isolée et sans lendemain, pas plus que n'était isolée l'apparition des poules à bec croisé étudiées par Mercier et Poisson.

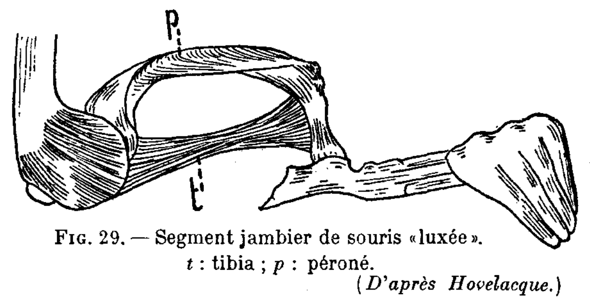



FIG. 29. — Segment jambier de souris «luxée».
*t* : tibia ; *p* : péroné.
(*D'après Hovelacque.*)

Le cas de la carpe cuir (fig. 32) et de la carpe miroir (fig. 31) n'est pas moins expressif. Ces deux variétés de la carpe commune (fig. 30) en diffèrent par l'aspect extérieur. Celui-ci tient d'une part à la raréfaction, voire à la disparition des écailles, avec tous les intermédiaires ; d'autre part à un épaississement appréciable de la musculature. Quant aux organes internes, l'un d'eux au moins, la vessie gazeuse, est nettement modifié. La vessie gazeuse des cyprins est formée de deux lobes communiquant entre eux (fig. 33). La modification est plus ou moins marquée suivant les individus, comme est plus ou moins marquée la réduction du nombre des écailles et l'épaississement de la musculature. Chez certains individus, le lobe postérieur de la vessie gazeuse équivaut à sa suppression (fig. 34). Comment douter qu'il ne s'agisse d'un état général qui se manifeste par un ensemble de modifications ?

Et c'est encore ce même phénomène que met en évidence le cas des vaches laitières. Les éleveurs ont constaté un

ensemble de particularités nettement corrélatives de l'importance de la production du lait : l'arrière-train se développe, le crâne s'allonge, la peau s'amincit, les dimensions des cornes diminuent et se réduisent souvent à des moignons qui tendent à disparaître.

Ces exemples pourraient se multiplier : ceux-ci suffisent. Ils démontrent de façon péremptoire que toute variation dépend d'un état général : l'organisme tout entier change.

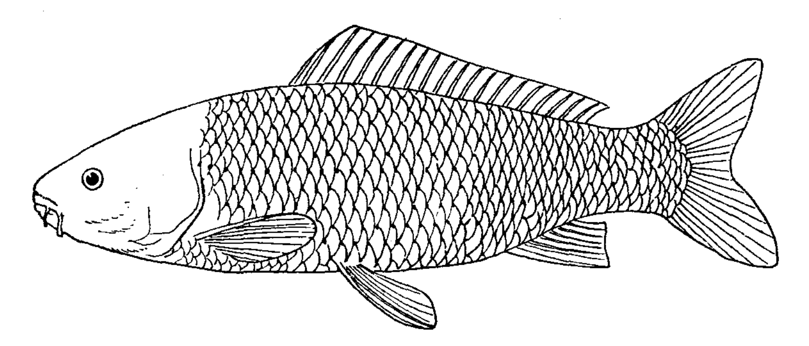


Fig. 30. — Carpe normale.

Et l'évidence qui s'impose ici s'étend, sans nul doute, à l'ensemble des « mutations ».

Mais un point doit nous arrêter : ces variations ne sont pas des faits véritablement « isolés ». La production de « bec croisé » aussi bien que celle de souris sans tibia osseux dépend de certains couples, et sans doute en est-il de même des carpes cuir et des vaches laitières : de plus, diverses données expérimentales montrent que, loin d'être un fait exceptionnel, les variations se produisent avec une certaine fréquence. Tout nous autorise donc à penser que les êtres « anormaux » issus de certains couples deviennent la souche de lignées indépendantes bien caractérisées.

Aussitôt se pose la question du déterminisme. Sous quelle influence naissent ces variations, importantes ou légères ? Certains esprits inclinent à penser que tout organisme renferme en soi ce que l'on pourrait appeler une

« tendance à varier », une sorte de force occulte, inaccessible à la recherche, c'est-à-dire à toute vérification. Dès lors, l'hypothèse prend forme de croyance, croyance essentiellement reposante, puisqu'elle résout le problème en le supprimant.

Nombre de faits permettent, cependant, d'aborder le problème avec quelques chances de le résoudre. La liaison de l'organisme avec son milieu étant une liaison inéluctable, il serait surprenant qu'elle ne joue aucun rôle dans

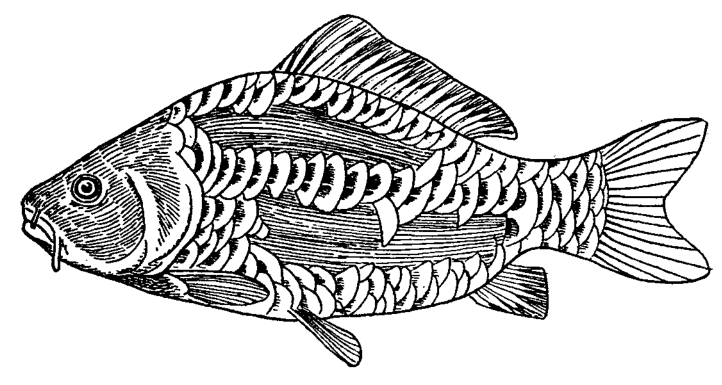


FIG. 31. — Carpe miroir.
(*D'après L. Roule.*)

le phénomène de l'évolution. Aux variations des influences extérieures correspondent des variations du métabolisme, nul le nie : leur effet se limiterait-il à modifier, en les réduisant ou en les facilitant, les conditions de vie des organismes intéressés ? Ne détermineraient-elles pas, au contraire, en certaines circonstances, des changements plus profonds et plus durables, transmissibles des ascendants aux descendants ? L'accord n'est pas fait sur ce point ; volontiers on admettrait que les variations héréditaires observées sont, en quelque mesure, préformées, et s'extériorisent d'une façon plus ou moins spontanée, sans raison apparente. Assurément, le déterminisme de bien des mutations nous échappe. L'apparition des souris luxées, par exemple, comme celle des poules à bec croisé demeurent

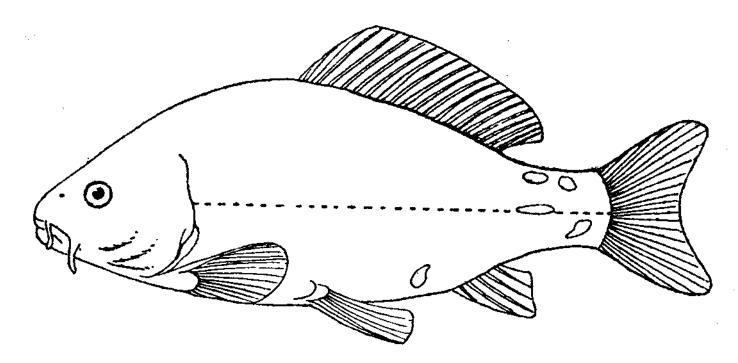


FIG. 32. — Carpe cuir.

(*D'après L. Roule.*)

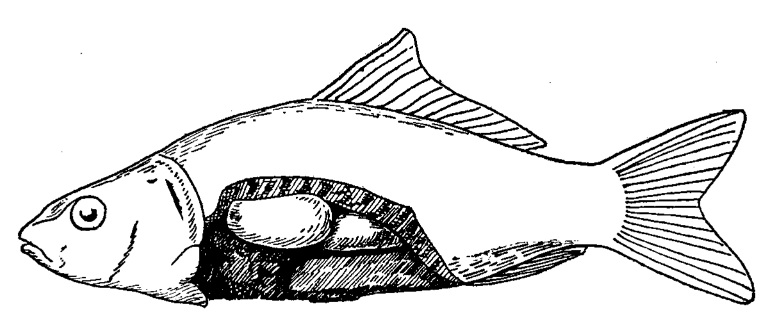


FIG. 33. — Vessie gazeuse normale de la carpe.

(*Schéma d'après photos de Rabaud et Verrier.*)

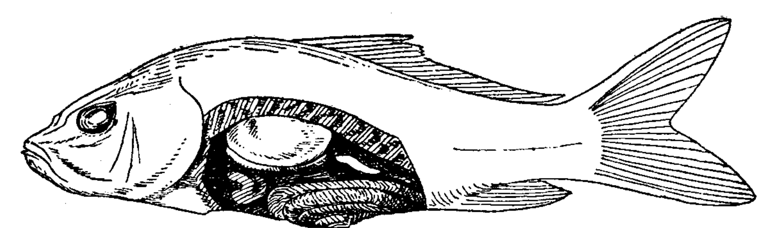


FIG. 34. — Vessie gazeuse de la carpe à lobe postérieur très atrophié.

(*Schéma d'après photos de Rabaud et Verrier.*)

inexpliquées quant à la nature de l'influence agissante. Nous devons, en tout cas, nous convaincre que cette influence existe, qu'elle est extérieure à l'organisme intéressé.

L'attitude mystique ne s'explique, dans une certaine mesure, que si l'on envisage les modifications subies par des organismes adultes, du moins très avancés dans leur développement ; il est bien certain que ces modifications demeurent strictement individuelles. L'attitude s'explique aussi, et surtout peut-être, parce que souvent on envisage, et de façon presqu'exclusive, les influences du milieu aisément perceptibles à nos sens. D'une manière ou de l'autre, la question est mal posée.

Les modifications qui interviennent chez des adultes n'ont, en tant que telles, aucun intérêt ; souvent elles ne correspondent à aucun changement appréciable des caractères extérieurs, Mais le métabolisme de cet adulte n'en a pas moins changé, et parfois très profondément : cet adulte a varié. Or, tous les éléments constitutifs des tissus prennent part au métabolisme, aucun n'y échappe : comment les glandes sexuelles y échapperaient-elles ? En réalité, l'état constitutionnel de tout œuf issu de cet organisme modifié différera, d'une façon sensible ou non, de l'état constitutionnel des ascendants. L'état nouveau se manifestera de façon plus ou moins marquée au cours du développement de cet œuf par l'apparition de caractères nouveaux, d'importance variable. Quelle que soit leur importance, morphologique ou fonctionnelle, ces caractères marqueront une différence par rapport à l'ascendant : nous serons en présence d'une « mutation ».

Les résultats expérimentaux prouvent que les choses se passent bien ainsi. A cet égard tous les composants du milieu ont-ils la même importance ? Les plus accessibles à nos sens, la température, la lumière par exemple, provoquent des changements décisifs et durables de l'état constitutionnel quand leur action s'exerce dans des conditions anormales de durée ou d'intensité. De même, des influences inappréciables dans les conditions habituelles, telles que les rayons X ou les rayons ultra-violets, utilisés par divers expérimentateurs, provoquent des modifications de l'état général, et celles-ci, d'une manière ou d'une autre, se traduisent et persistent dans les générations successives.

Quelles que soient, d'ailleurs, les modifications provo-

quées, elles sont souvent insignifiantes du point de vue morphologique — telles la couleur des yeux, ou les dimensions des ailes chez les drosophiles. L'essentiel est qu'elles existent, et que leur existence démontre le rôle décisif des influences externes. Nous en devons tirer l'assurance que toutes les variations, toutes les « mutations », quelle que soit leur importance apparente, tirent leur origine de l'interaction de l'organisme avec son milieu. Ce qu'il faut voir, et qui importe avant tout, c'est que l'interaction intéresse les échanges ; elle règle le métabolisme et entraîne une variation de l'état constitutionnel.

C'est de la réalité de ce changement d'ordre physico-chimique que nous devons nous pénétrer. Loin d'être une hypothèse, il répond aux faits [1]. Nous venons d'en marquer les conséquences : tandis que l'état constitutionnel nouveau, acquis par l'adulte, ne se manifeste guère chez lui de façon appréciable, il dirige, si l'on peut dire, la formation des produits sexuels. L'effet visible se manifestera donc chez les descendants par l'apparition de caractères nouveaux — de mutations — morphologiques ou fonctionnels : métabolique au point de départ, la mutation apparaît à l'extérieur.

Alors se pose la question fondamentale : comment interpréter ces formes ou ces modes de fonctionnement nouveaux dans leurs rapports avec les conditions d'existence ? La tendance la plus répandue consiste à considérer toute forme, tout mode de fonctionnement comme étant en accord parfait avec ces conditions d'existence et la manière de vivre. En d'autres termes, dispositions morphologiques ou fonctionnelles seraient *adaptatives*. Constamment, en présence de tout organe, de tout mode d'activité, les observateurs recherchent sa raison d'être, son utilité dans la vie de l'organisme. Très souvent ils la trouvent, c'est-à-dire l'imaginent ; et leur interprétation devient rapidement un fait acquis. Si, d'aventure, aucune interprétation valable n'apparaît, les observateurs se réfugient dans l'hypothèse d'« organe représentatif », résidu d'une disposition ancestrale, n'ayant plus d'objet. De toutes façons, la variation envisagée serait une adaptation ; et il n'y aurait, il ne

(1) Voir à ce sujet mon livre *Transformisme et Adaptation*, Paris, Flammarion.

pourrait y avoir d'adaptation que morphologique ou fonctionnelle.

Or, nous venons de le voir, toute modification de cet ordre implique une modification préalable de l'état constitutionnel ; et toute modification de cet état implique, à son tour, une modification préalable du métabolisme. *Il s'agit donc d'un phénomène général qui touche profondément l'organisme entier et dirige son développement.* Qu'adviendra-t-il de celui-ci ? Il s'effectue dans des conditions nouvelles d'échanges ; dès lors, les parties qui se différencient ne seront pas obligatoirement semblables aux parties correspondantes des ascendants. De toutes manières, une ou plusieurs d'entre elles se présenteront avec un aspect spécial ; même, des formations nouvelles pourront apparaître. Quelles qu'elles soient, ces parties, traductions du métabolisme, se forment indépendamment des conditions dans lesquelles se trouvera l'organisme intéressé lorsqu'il mènera une existence autonome. Suivant le cas, les particularités de sa morphologie ou de son activité fonctionnelle faciliteront son existence, la gêneront ou lui feront obstacle.

La représentation la plus nette du phénomène nous est donnée par l'expérience à laquelle j'ai précédemment fait allusion. Elle consiste à soumettre un lot d'œufs de poule à une température maintenue au-dessus de la moyenne, de façon à créer des conditions anormales. On ouvre les œufs au bout de quelques jours d'incubation : l'examen des embryons est alors extrêmement suggestif. Un certain nombre d'entre eux ont une apparence normale, et peut-être auraient-ils conservé cette apparence jusqu'au terme du développement ; en revanche, d'autres sont franchement anormaux, sous des formes et à des degrés divers. Parfois, l'anomalie paraît légère ; souvent, au contraire, la conformation est telle qu'elle doit forcément aboutir à l'impossibilité de vivre avant la fin du développement. De ceux-là, au point de vue qui nous occupe, nous devons tenir le plus grand compte. Les traiter de monstrueux et les négliger serait une erreur. Bien au contraire, leur existence est tout particulièrement instructive.

En ce qui les concerne, le rôle du métabolisme est indéniable. Chacun d'eux représente une variation du développement, mais une variation telle que le développement ne tarde pas à s'arrêter : le métabolisme aboutit à l'impossi-

bilité de vivre ; l'équilibre des échanges — c'est-à-dire l'adaptation — s'établit mal ou ne s'établit pas, la mort survient, souvent bien avant la fin du développement. Ces embryons nous mettent donc en présence de dispositions morphologiques ou fonctionnelles issues de conditions d'échanges défavorables.

Mais à côté de ces individus métaboliquement inadaptés, d'autres existent, eux aussi modifiés quant à la morphologie, l'activité fonctionnelle ou la réaction aux excitants externes ; mais ces modifications correspondent à un équilibre d'échanges stable, au moins suffisant pour établir un métabolisme anabolique. A cette catégorie appartiennent les oiseaux à bec croisé, les souris sans tibia osseux, les carpes cuir aussi bien que les vaches laitières et un nombre considérable d'autres animaux. Soutiendra-t-on que ces anomalies soient autant d'« adaptations morphologiques »? Assurément non.

En réalité, et c'est cela qu'il faut bien comprendre, tout individu anormal, et par quelque moyen que ce soit, acquiert ses dispositions morphologiques ou ses modes de réaction bien avant le moment où il prend contact avec l'extérieur. Dès le moment où il prend ce contact, direct et total, il est soumis à de nouvelles conditions d'échanges ; un nouvel équilibre s'établit donc entre le milieu et lui, ce qui revient à l'établissement d'un métabolisme nouveau. Certes, les faits prouvent qu'un équilibre métabolique s'installe en bien des cas, et tel que les échanges soient suffisants pour permettre à cet organisme de vivre. Mais — et nous touchons au nœud de la question — il devra vivre avec sa confirmation et ses réactions. Peut-être en sera-t-il gêné : l'oiseau à bec croisé, le crustacé ou l'insecte dont les appendices se détachent avec facilité, le fourmilier avec son museau de longueur démesurée, sa bouche très réduite et sans dents, la gerboise et le kangourou obligés de se déplacer par sauts, et tant d'autres « infirmes » ne jouissent tout de même pas du moindre « avantage ». Pour d'autres organismes, conformations et réactions acquises avant la naissance seront peut-être indifférentes ; peut-être aussi, pour d'autres encore, présenteront-ils un intérêt véritable : en aucune manière, conformation ou mode de réaction ne seront, par eux-mêmes, morphologiquement ou fonctionnellement adaptatifs : ils traduiront l'adaptation métabolique.

Au demeurant, des individus parvenus au stade de la vie « libre », seuls succombent, sans résistance si faible soit-elle, par simple incapacité de vivre, ceux pour lesquels aucun équilibre d'échanges stable ne s'établit : *ils représentent le pire ; et c'est le pire qui, seul, disparaît.*

Et telle est, ce semble, l'image de ce qui se passe dans la nature, l'image même de l'évolution.

Dès lors, bien des faits s'éclairent. Souvent on admet qu'une « mutation » est une variation limitée à un individu perdu au milieu d'un certain nombre d'autres, de même espèce, qui n'ont pas changé. De cet isolement même résulte l'impossibilité, pour cet individu, de faire souche de descendants. Et à cette objection s'ajouterait la variation orthogénétique, qui tirerait son origine d'une tendance propre à toute une lignée. Or, nous l'avons vu, cette « tendance » est imaginaire, interprétation abusive d'une mise en série arbitraire. Que montre, bien au contraire, l'examen des embryons ? Parmi un grand nombre d'individus, issus ou non d'un même couple, nous observons des variations diverses ; sans doute y en a-t-il d'isolées, mais plusieurs sont de même sens. Et, si renouvelée soit-elle, l'expérience donne des résultats concordants.

Il y a plus. La constatation de ce résultat conduit à une remarque importante : ces individus appartiennent à la même « espèce » ; mais cela n'implique pas l'identité de leurs états constitutionnels ; chacun d'eux a ses réactions propres que traduisent le résultat morphologique ou fonctionnel. Les choses se passeraient-elles autrement dans la nature ? Rien n'autorise à le penser ; en toute occurrence l'état constitutionnel des individus diffère de l'un à l'autre, et parfois de façon assez sensible. Mais, de toute évidence, les divers modes de réactions ne sont pas constamment isolés, comme souvent on l'affirme. Qu'il y ait des mutations rares et sans lendemain, tenons-le pour probable, voire certain ; mais qu'il n'y ait que des mutations de cet ordre, rien n'autorise à l'affirmer. Issus on non du même couple, c'est tout un ensemble d'individus qui, soumis à certaines influences, ont un métabolisme modifié. Précisons que ces influences exercent leur action dès le début du développement, voire sur l'œuf en voie de formation. En conséquence, le métabolisme intéressant l'ensemble de

l'individu, celui-ci est *transformé* ; dès lors, les transformations qu'il éprouve seront, à coup sûr, durables.

Ainsi compris. — et comment le comprendre autrement ? — le rôle des échanges du complexe *organisme* × *milieu* dans la production des mutations ne saurait être nié. Ce que l'on repousse volontiers, c'est que ces échanges puissent donner des modifications transmissibles des ascendants aux descendants. Pareille attitude s'explique, parce que l'on envisage les modifications intervenues sur des organismes parvenus au terme de leur développement. Or, à coup sûr, tout changement intervenu dans de telles conditions demeure individuel. Mais, répétons-le, les variations du métabolisme portent sur tous les éléments de l'organisme. Dès lors, les individus que caractérisent une « mutation » proviennent de parents apparemment normaux, mais modifiés dans leur métabolisme. Comment échapper à cette conclusion ?

Alors une précision s'impose : si les variations incompatibles avec l'existence ne sont évidemment pas adaptatives, du point de vue morphologique, du même point de vue, celles qui permettent de vivre ne le sont pas davantage, puisqu'elles ont même origine. Toutes, au même titre, traduisent le travail métabolique intense, modifié par l'action d'influences externes et, seul, le résultat de ce travail est ou n'est pas adaptatif.

Ainsi se produisent des variations diverses. Compatibles ou non avec l'existence, toutes sont absolument quelconques quant aux conditions ultérieures d'existence, puisque les organismes qu'elles caractérisent sont tranformés avant de naître, peut-on dire. C'est seulement après coup que se pose la question de vie ou de mort. Pour certains d'entre eux, la variation n'entraîne aucune difficulté, ils vivront comme ont vécu leurs ascendants ; peut-être même, pour quelques-uns, cette variation apportera-t-elle un avantage ; pour certains autres, en revanche, rendra-t-elle la vie précaire : ils vivront cependant et se reproduiront. Pour d'autres encore, toute reproduction sera impossible, ils disparaîtront sans descendance. Pour d'autres enfin, les échanges s'effectueront de façon fort insuffisante ; et s'ils achèvent leur développement, ils ne tarderont pas à disparaître.

Parmi les survivants, nous compterons donc à la fois

des êtres capables de mener une vie facile, et d'autres qui, en raison même de leur conformation ou de leur mode de réaction, éprouveront certaines difficultés : à des degrés divers, ils seront des infirmes.

En définitive, un tri s'effectue parmi les variations ; ce ne sont pas seulement les « plus aptes » qui persistent, ce sont tous ceux que ne frappe aucune variation rigoureusement incompatible avec l'existence. Seuls disparaissent les êtres affectés de dispositions s'opposant aux échanges : ceux-là représentent le *pire*. Dès lors, nous nous expliquons tous les êtres aux conformations étranges, souvent paradoxales, dont la nature vivante donne le spectacle. Ils ne vivent qu'en côtoyant sans cesse la catastrophe.

En aucun cas, et de toute manière, il ne s'agit de « progrès ». Que les variations qui se perpétuent donnent une vie facile ou créent des difficultés, rien ne permet de dire qu'elles constituent ou ne constituent pas une amélioration véritable par rapport à leurs ascendants : quoi qu'il arrive, l'adaptation, processus métabolique, implique l'évolution. Celle-ci n'est qu'un changement, un changement sans épithète.

Nous voici loin de la sélection naturelle, agent de perfectionnement continu, supposant une « adaptation » progressive et par sauts successifs des formes et des fonctionnements. Or, justement, ce caractère « progressif » la condamne. Supposer une amélioration due à une série d'étapes orientées dans une direction donnée, c'est supposer, du même coup, un perfectionnement fragmentaire, c'est-à-dire une imperfection initiale. Or, si la variation est imparfaite, quelle est son utilité? Les ailes de papillons qui ne ressemblent que partiellement à une feuille tromperaient-elles un agresseur? En d'autres cas, dira-t-on que le progrès est relatif?, qu'un début de cuirasse, par exemple, s'oppose utilement à une arme offensive insuffisamment résistante? Cela suppose une succession de coïncidences vraiment singulières et, en quelque mesure, providentielles. Au surplus, les faits prouvent que rien de tel ne se passe. Les ressemblances aussi bien que les divers prétendus moyens de défense ne trompent ou n'arrêtent que les agresseurs indifférents.

L'adaptation métabolique se présente de toute autre

manière : elle produit le bon, le meilleur et le pire. Ce qui persiste n'a d'autre valeur que de pouvoir continuer de vivre, sans que cette possibilité lui confère une supériorité à un titre quelconque : la sauvegarde des espèces n'entre pas en ligne de compte.

Certes, des conflits s'élèvent : ont-ils l'ampleur, l'importance et surtout les conséquences que la mystique darwinienne leur accorde ? Ces conflits ne sont, nous l'avons vu, que l'un des aspects de l'activité du monde vivant et ne sont que cela ; ils appartiennent au jeu complexe des événements innombrables, concomitants ou successifs, auxquels les organismes prennent part.

Remettons donc toutes choses au point ; comprenons bien que la « lutte », sous quelque forme qu'on l'envisage, n'est pas la loi du monde. Vivre ou disparaître, pour un individu comme pour une espèce, dépend de conditions infiniment diverses. Très fréquentes, peu fréquentes ou rares, voire exceptionnelles, toutes se croisent, s'entrecroisent et s'enchaînent de la façon la plus complexe. C'est au gré de ces incidences multiples et variées que les organismes se rapprochent ou s'éloignent les uns des autres, s'attirent, se repoussent ou passent indifférents.

Ainsi, pris dans ce mouvement incessant de rupture et de rétablissement d'un équilibre, soumis à des influences diverses, les organismes sont en état constant d'évolution. De façon plus ou moins visible, ils changent, et parfois subissent des modifications très marquées. Ces changements réalisent-ils un progrès? « Progrès » est une notion *a priori* dénuée de sens biologique : nous établissons une relation arbitraire entre le mode d'existence d'un organisme et telle particularité de sa morphologie, du jeu de ses organes et de son comportement nous n'avons, pour critère de la survivance du plus apte, qu'un signe insuffisant, tout ce qui précède le démontre.

Accepterons-nous alors l'interprétation finaliste de l'évolution ? L'ensemble des faits actuellement connus ne lui laisse aucune place. Elle ne repose sur aucune donnée positive ; elle est exclusivement d'ordre sentimental.

Il reste que des organes se transforment, parfois se simplifient, au moins en apparence ; parfois aussi ils se compliquent, sans que l'on aperçoive l'intérêt de cette complication. Comment décider, par exemple, que la divi-

sion de l'estomac des ruminants en quatre poches successives soit avantageuse, indifférente ou fâcheuse? Rien n'indique que l'alimentation, surtout la digestion, en soit améliorée à quelque degré que ce soit. Objectera-t-on que la complication qui caractérise le cerveau de l'homme se manifeste dans le comportement : sans doute. Mais alors le débat s'élève. L'homme est devenu un être conscient : son comportement s'est-il, pour autant vraiment amélioré ? Les réactions de son système nerveux ne paraissent pas vraiment changées ; simplement, il en a conscience. Et le spectacle de chaque jour oblige à constater qu'il n'en tire aucun avantage véritable : la guerre n'est pas la règle du monde ; elle est celle des humains ; ils n'en sauraient tirer vanité.

# TABLE DES MATIÈRES

Pages

PRÉFACE .................................................. 5

INTRODUCTION. — **La notion d'espèce en biologie**...... 9

PREMIÈRE PARTIE

**LA THÉORIE DE LA SÉLECTION NATURELLE ET DES « MOYENS DE DÉFENSE »**

PRÉAMBULE ............................................ 23

CHAPITRE PREMIER. — **Rencontre d'individus de même espèce.**

1. — Les conditions de la rencontre et leur diversité..... 25
2. — Phénomène antisocial, sans compétition............ 31
3. — Disette et compétition .......................... 34

CHAPITRE II. — **Rencontre d'individus d'espèces différentes.**

1. — Compétition indirecte .......................... 38
2. — Attaques directes et corps à corps ............... 41
3. — Animaux et plantes pièges ........................ 42
4. — Les prélèvements partiels.......................... 46
5. — L'attaque insidieuse ............................. 48

CHAPITRE III. — **Armes, cuirasses et secrétions diverses.**

1. — Coquilles et carapaces ........................... 58
2. — Galles et fourreaux .............................. 61
3. — Épines et analogues.............................. 67
4. — Sécrétions toxiques, urticantes ou fétides........... 69
5. — L'immunité........................................ 78

CHAPITRE IV. — **Mimétisme et homochromie.**

1. — L'homochromie .................................. 83
A. — L'homochromie fixe .................................. 83
B. — L'homochromie variable .................................. 90
2. — Le Mimétisme .................................. 98
A. — La théorie .................................. 98
B. — Examen critique .................................. 101
*a*) Colorations prémonitoires .................................. 101
*b*) Le rôle des ressemblances .................................. 103
*c*) La simulation de la mort .................................. 114
*d*) Mimétisme et sélection .................................. 116

CHAPITRE V. — **L'organisme contre le milieu.**

Spécialisations et infirmités .................................. 118
Les « fonctions de défense ».................................. 118
La trompe des lépidoptères. — Le fourmilier. — L'adaptation au saut. — La saignée réflexe. — L'aptérisme. — L'autotomie et l'autopsalize.

CHAPITRE VI. — **La « lutte » et ses « avantages » réciproques.**

Insectes et fécondation des plantes : les orchidées ; le trèfle rouge ; influence des galles sur les végétaux ; la phorésie .................................. 133

CHAPITRE VII. — **Sélection naturelle et fécondité.**

1. — Reproduction surabondante .................................. 139
2. — Espèces rares et espèces communes .................................. 142
3. — Reproduction réduite .................................. 147
4. — Sauvegarde et sélection? .................................. 148

CHAPITRE VIII. — **Le contenu du système darwinien.** 149

DEUXIÈME PARTIE

**CONDITIONS DE PERSISTANCE OU DE DISPARITION**

CHAPITRE PREMIER. — **Position du problème.**

1. — L'adaptation .................................. 157
2. — Le fait fondamental .................................. 163

CHAPITRE II. — **Tropismes et spécificité.**

1. — L'entraînement actif .......................... 170
2. — La dispersion passive .......................... 175

CHAPITRE III. — **Le mode de dispersion : densité et quantité.**

1. — Définitions.......................................... 178
2. — La densité.......................................... 179
3. — La *quantité proportionnelle* ...................... 185
4. — Rôle du polyphagisme ............................ 191

CHAPITRE IV. — **Compétition et association.**

1. — Hyperprédatisme et hyperparasitisme............. 194
2. — La coopération.................................... 201

CHAPITRE V. — **La dispersion différentielle.**

1. — Les différences locales .......................... 206
2. — Différences entre les aires générales de dispersion .. 213
3. — Variations des aires générales de dispersion......... 217

CHAPITRE VI. — **Variations météorologiques, édaphiques et autres.**

1. — Discordances et coïncidences saisonnières........... 224
2. — Variations hygrométriques........................ 225
3. — Variations thermiques .......................... 226
4. — Variations édaphiques .......................... 229

TROISIÈME PARTIE

**LA VIE DES ESPÈCES ET L'ÉVOLUTION**

Vue d'ensemble. — Organisme et milieu. — Les difficultés de la sélection darwinienne ; la « contresélection » ; l'organisme, partie d'un complexe. — Variations du nombre et de la proportion des espèces ; l'illusion des « moyens de défense ». L'Orthogenèse. La théorie mutationiste. La suppression du pire ............................ 231

IMPRIMERIE NOUVELLE, ORLÉANS (O. P. I. A. C. L. 31.0427) 1-1953.
DÉPOT LÉGAL : 1er TRIMESTRE 1953.
FLAMMARION ET Cie, ÉDITEURS (no 2369). — No d'impression : 3083.